Die phototropische Reaktion der Zoide von *Bugula avicularia* L.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der naturwissenschaftlichen Fakultät

der Ludwig-Maximilians-Universität

zu München

vorgelegt

von

Karl-Ernst Kaißling

aus Duisburg

Druck der Universitätsdruckerei H. Stürtz AG., Würzburg

1962

~~1963~~

1. Berichterstatter: Priv.-Dozent Dr. D. SCHNEIDER

2. Berichterstatter: Prof. Dr. H. AUTRUM

Tag der mündlichen Prüfung: 19. Dezember 1962

Sonderdruck aus
Zeitschrift für vergl. Physiologie, Bd. 46, Heft 6, S. 541—594 (1963)
Springer-Verlag, Berlin · Göttingen · Heidelberg

Zeitschrift für vergleichende Physiologie 46, 541—594 (1963)

Aus dem Zoologischen Institut der Universität München
und der
Deutschen Forschungsanstalt für Psychiatrie, Max-Planck-Institut, München

DIE PHOTOTROPISCHE REAKTION DER ZOIDE VON *BUGULA AVICULARIA* L.

Von

KARL-ERNST KAISSLING* **

Mit 21 Textabbildungen

(Eingegangen am 1. März 1963)

Inhaltsverzeichnis

Seite

A. Einleitung 542
B. Methodik 543
C. Experimentelle Befunde 546
1. Die Abhängigkeit der Wuchsform von der Salzkonzentration des Seewassers 546
2. Die Intensitätsabhängigkeit der phototropischen Wendung 548
3. Das Aktionsspektrum der phototropischen Reaktion 548
4. Die spektrale Wirksamkeitskurve 550
5. Absorptionsmessungen an ganzen Zoiden 551
6. Die Komponenten der Richtungsänderungen beim Zoidwachstum . . . 552
7. Die Variabilität der Wachstumsrichtung 555
8. Die Bewegungen der sphärischen Zellen bei der phototropischen Reaktion 557
9. Die Pulsationsbewegungen der Zellplatte 565
10. Zellbewegungen und Wachstum 566
D. Diskussion 568
1. Die prinzipiellen Möglichkeiten zur Ermittlung der Lichtrichtung . . . 568
2. Der Orientierungsmechanismus von *Bugula* 573
3. Die Abhängigkeit der phototropischen Reaktion von der Wellenlänge . 580
4. Die morphogenetischen Wachstumstendenzen der Zoide 581
5. Der Zeitverlauf der lichtgerichteten Zellwanderung 581
6. Der Zusammenhang zwischen der phototropischen Wendung und den Zellwanderungen 582
7. Die Zeit- und Intensitätsabhängigkeit der phototropischen Reaktion 583
8. Die Relativbewegungen der Zellen gegen die Cuticula 584
9. Die absolute Empfindlichkeit der phototropischen Reaktion 586
Zusammenfassung 589
Summary 591
Literatur 593

* Herrn Dr. D. SCHNEIDER danke ich für die Überlassung des Themas und seine ständige Bereitschaft, den Fortgang der Arbeit zu fördern. Herrn Prof. Dr. H. AUTRUM danke ich für die Bereitstellung eines Arbeitsplatzes, für die technische und wissenschaftliche Unterstützung in seinem Institut und das Interesse an meiner Arbeit. Auch meinen Kollegen, insbesondere Herrn Dr. U. THURM, möchte ich für Kritik und Anregungen danken. Die Untersuchungen wurden durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft gefördert.

** Dissertation der Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität München.

A. Einleitung

Phototropische Reaktionen mariner Bryozoen wurden erstmals von SCHNEIDER (1955) beschrieben. Die Zoide wachsen zum Licht, die Rhizoide wenden sich vom Licht ab.

In den bisher vorliegenden Untersuchungen wurden der Phototropismus wie auch das Calcitwachstum und der Stockaufbau von *Bugula avicularia* L. behandelt (SCHNEIDER 1957a, b; 1958a, b und 1959a, b). Einem Verständnis dieser Vorgänge diente vor allem die Beobachtung der apicalen Wachstumszone der Zoid- und Rhizoidknospen.

Im Bereich der halbkugeligen Knospenkuppe, die die zylinderförmige Knospe abschließt, wird Wandmaterial produziert und in die dehnbare Wand eingelagert. Die Wand besteht zu 10% des Trockengewichtes aus Chitin und zu 90% aus Eiweiß. Am Beginn des zylindrischen Knospenteils wird sie mit Calcit verfestigt; danach verändert sie sich nicht mehr.

Nicht nur das Wachstum der Knospenwand, auch die Morphogenese der Cystide vollzieht sich in der Knospenkuppe. Als „Cystid" bezeichnet man die cuticuläre, oft verkalkte Außenhülle der Bryozoen, die zusammen mit dem „Polypid", dem Tentakel- und Darmapparat das Einzelindividuum, das „Autozoid" oder „Zoid" darstellt. Die für die Weise des Stockaufbaues allein ausschlaggebende Cystidgestalt wird in der kontinuierlich wachsenden Knospenkuppe ausgeformt.

Auch der Verlauf der Cystidlängsachse ist morphogenetischen Gesetzmäßigkeiten unterworfen. Die Wachstumsrichtung wird aber außerdem durch die Einfallsrichtung des Lichtes beeinflußt. Neben den hierfür verantwortlichen effektorischen Mechanismen muß man auch photorezeptorische Strukturen in der Knospenkuppe suchen.

Bedenkt man die vielfältigen Leistungen der Zoidknospe von *Bugula*, wie Cuticulabildung, Calciteinlagerung, Morphogenese des Cystids, Rezeption der Lichtrichtung und gerichtete Reaktion, so erscheint ihr Bau überraschend einfach: Im Knospenbereich des Zoids ist die Cuticula von einem epithelialen Zellmantel ausgekleidet, der an der Innenwand entlanggleitend der voranwachsenden Knospenkuppe folgt. Die Zellen sind im zylindrischen Knospenteil spindelförmig. Am Scheitel der Kuppe findet man dagegen eine einschichtige Zellplatte von mehr abgekugelten, sogenannten „sphärischen" Zellen (Abb. 20). Diese können durch einen zellfreien Hof von den „Spindelzellen" getrennt sein. Im ganzen Kuppenbereich sind keine Mitosen zu finden.

SCHNEIDER beobachtete, daß sich die Zellplatte der Zoidknospe immer auf die dem Licht zugewandte Seite der Knospenkuppe verschiebt. Nach weiteren Untersuchungen wächst die Cuticula am Ort der Zellplatte (SCHNEIDER 1959b). Der Phototropismus geht nach allen

bisherigen Beobachtungen auf eine lichtgerichtete Wanderung, also eine phototaktische Reaktion der sphärischen Zellen zurück (SCHNEIDER 1958a); diese sind gleichzeitig entscheidend am Wandbau beteiligt, indem sie wahrscheinlich Wandmaterial sezernieren.

Für die vorliegende Arbeit ergab sich im Anschluß an die bereits vorhandenen Ergebnisse (SCHNEIDER 1958a) die Frage, welche rezeptorischen Eigenschaften des phototropischen Systems sich aus der Beobachtung der phototropischen Wendung und aus der Analyse der Zellwanderungen ablesen lassen. Hierbei war es notwendig, den Zusammenhang zwischen der phototropischen Wendung und den Zellwanderungen zu klären. Ebenso mußte die Frage nach dem Orientierungsmechanismus gestellt werden, der die Knospe dazu befähigt, die Lichtrichtung wahrzunehmen. Um einem Verständnis der effektorischen Leistungen näher zu kommen, war es erforderlich, die Beziehungen zwischen der phototaktischen Reaktion der sphärischen Zellen und dem Cuticulawachstum sowie der Morphogenese des Zoids zu untersuchen.

B. Methodik

Die Untersuchungen wurden an *Bugula avicularia* L. (Bryozoa, Cheilostomata) durchgeführt. Seit etwa 10 Jahren vermehren sich Vorratskulturen dieser Tiere vegetativ unter Laboratoriumsbedingungen. Sie unterscheiden sich von frisch gesammelten Tierstöcken durch charakteristische, morphologische Proportionsänderungen und durch das Fehlen sexueller Fortpflanzung. Dieselben Veränderungen sind nach einer Eingewöhnungszeit von einigen Wochen auch an frischem Tiermaterial zu beobachten.

Bei SCHNEIDER (1959a) sind die hier übernommenen *Zuchtmethoden* ausführlich beschrieben. Vorratskulturen wurden in größeren Glasschalen (200 cm^3) gehalten, Versuchskulturen in kleineren Glas- oder Plastikschalen (40 cm^3) angesetzt. Gefüttert wurden die Tiere täglich mit dem gymnodinen Flagellaten *Oxyrrhis marina* DUJ. Dieser wird mit Hilfe von *Dunaliella*[1] *spec.*, einem autotrophen Flagellaten gezüchtet. Den *Dunaliella*-Kulturen fügt man sterilisiertes Seewasser mit Zusätzen von Erdlösung, Natriumnitrat ($NaNO_3$) und Natriumphosphat (Na_2PO_4) bei, damit sie sich hinreichend vermehren.

In gleicher Weise wie *Oxyrrhis* wird auch *Dunaliella* von *Bugula avicularia* eingestrudelt und in den Darmtrakt aufgenommen, jedoch kann letztere nicht verdaut werden. Sticht man mit einer Nadel die von einer Membran umhüllten Kotballen an, so schwärmen die unversehrten grünen Flagellaten aus.

Die Temperatur im Zucht- und Versuchsraum betrug $20^0 \pm 1^0$ C. Seit einem Jahr vor Beginn der Untersuchungen wuchsen die *Bugula*-Kulturen in schwachem Dauerlicht einer Leuchtstoffröhre (≈ 1 Lux). Die Seewasserdichte wurde aräometrisch konstant gehalten (angegeben wird immer die auf reines Wasser bezogene Dichtezahl). Während die Dauerzuchten bei einer Dichte von 1,027 (Mittelmeerwasser) gehalten wurden, ließen sich Vorratskulturen für die Versuche auf eine Dichte von 1,017 umgewöhnen. Bei dieser Dichte ist die Wuchsform modifikatorisch verändert (s. Abschnitt C 1 und Abb. 1); jedoch lassen sich die Kulturen auch unter diesen Bedingungen seit 3 Jahren ohne Schwierigkeiten weiterzüchten.

[1] Früher bei SCHNEIDER (1959a) irrtümlicherweise als *Chlamydomonas* bezeichnet (nach K. HECKMANN, persönliche Mitteilung).

Für die meisten Untersuchungen wurden die Tiere nach SCHNEIDER (1959a) auf Glasplättchen in der horizontalen Ebene festgelegt (s. Abb. 2). Mit diesen Plättchen wurden ausgewählte Äste der Tierstöcke zum Versuch in Glasküvetten gebracht. Um bei der Untersuchung der phototropischen Wachstumsreaktionen störendes Reflexionslicht zu vermeiden, wurden Versuchsküvetten (aus Spiegelglas) mit schräger Rückwand verwendet (Abb. 2). Als Glaskitt bewährte sich ein Präparat der Firma Henkel („Stabilit-Glaszement").

Als Lichtquelle diente eine Niedervoltleuchte (30 W, „Monla" Leitz), für Wellenlängenbereiche unter 400 mμ eine Quecksilber-Höchstdrucklampe (Lampengehäuse von Zeiss, HBO 200-Brenner von Osram). Beide Lichtquellen wurden mit Wechselstrom betrieben. Netzschwankungen glich im Falle der Monla-Lampe ein magnetischer Spannungskonstanthalter weitgehend aus. Während der mindestens 15minütigen Belichtung der Tiere schwankte die Helligkeit der Glühlampe höchstens um $\pm 1\%$, die der Hg-Dampflampe zeigte wenige Sprünge um 5%. Die Intensität des Lichtes wurde mit Neutralgläsern (Schott) verändert, die Feineinstellung geschah mittels einer rotierenden Flimmerscheibe mit verstellbaren Sektoren. In Vorversuchen zeigte sich, daß bei der verwendeten Flimmerfrequenz von 10 Hz gleichstarke phototropische Wendungen auftraten wie bei ungeflimmertem Licht, sofern die Lichtsumme über der Zeit gleich war. Langwelliges Licht und Wärmestrahlung schirmten ein Interferenzfilter (BALZERS) und eine Küvette mit Kupfersulfatlösung (1%ig, 7 cm Schichtdicke) ab. Mit Hilfe von Interferenzfiltern (Doppellinienfilter der Firma Schott, Mainz) wurde monochromatisches Licht hergestellt. Die Halbwertsbreite der Filter lag zwischen 6 und 14 mμ.

Für die Messung des *Aktionsspektrums* ergab sich folgende Anordnung auf der optischen Bank: 1. Lichtquellen: Monla-Lampe oder Hg-Höchstdrucklampe; 2. Kollektorlinse; 3. Leuchtfeldblende; 4. Flimmerscheibe mit verstellbaren Sektoren; 5. Interferenzwärmefilter; 6. $CuSO_4$, 1%ig, 7 cm Schichtdicke; 7. Neutralgläser; 8. Doppellinieninterferenzfilter; 9. Sammellinse; 10. Versuchstisch mit Versuchsküvette.

Das Eintrittsfenster der Versuchsküvette war 20 mm breit und 9 mm hoch. Durch 1:1-Abbildung der Leuchtfeldblende (3 cm Durchmesser) in der Mitte der Versuchsküvette war der Raum mit den Versuchstieren annähernd gleichmäßig und mit parallelem Licht ausgeleuchtet.

Nach SCHNEIDER (1958a und b) wurde zur Messung der relativen Bestrahlungsstärke die Thermorelaiseinrichtung der Firma Kipp und Zonen, Delft, benutzt (kompensierte Thermosäule E 20, Primärgalvanometer Moll Typ 0, A 1, Thermorelais A 36 und Sekundärgalvanometer A 1). Diese Anordnung gestattete es, die auf das Versuchsobjekt fallende Energie für die verschiedenen Farbfilter zu vergleichen. Zur Messung des Aktionsspektrums wurde das Licht auf gleiche Quantenanzahl für alle Wellenlängen abgeschwächt. Dabei wurde die Absorption der Küvettenvorderwand und des Seewassers berücksichtigt. Die Helligkeit der Lichtquellen wurde während der Versuche mit Hilfe eines Luxmeters kontrolliert und durch Verstellen der Flimmerscheibe korrigiert.

Bei den Messungen der *Intensitäts-Reaktionsbeziehung* und des *Aktionsspektrums* wurde folgender Versuchsgang mit tageszeitlichen Verschiebungen bis zu ± 1 Std eingehalten:

1. Mindestens 2 Tage lang schwaches weißes Licht (≈ 1 Lux) aus einem „Gesichtswinkel" von etwa 10^0 in der Horizontalen. Die Knospen der auf dem Glasplättchen befestigten Stockteile stellen sich in feste Richtungen ein, die ungefähr in einem Winkelbereich von $\pm 30^0$ zur Lichteinfallsrichtung liegen. Innerhalb dieser Grenzen variiert infolgedessen auch die Einfallsrichtung des seitlichen Reizlichtes. Unter den Versuchsbedingungen wirkt sich jedoch diese Streuung nicht auf die Stärke der mittleren Reaktion aus.

2. Am Versuchstag um 10^{00} Uhr: Fütterung.

3. Ab 12^{00} Uhr: völlige Dunkelheit, anschließend Überführung von 10 Glasplättchen mit je 20—30 Bryozoenästen in 10 Versuchsküvetten.

4. Zwischen 14^{00} und 16^{30} Uhr: je Küvette 15 min seitliches Reizlicht, 90^{0} zur Richtung des vorherigen Zuchtlichtes, anschließend völlige Dunkelheit.

5. Am nächsten Tag von 14^{00}—18^{00} Uhr: Ausmessung der Änderung der Wachstumsrichtung (Mikroskop mit Fadenkreuz-Okular und Drehtisch mit Gradeinteilung).

In der Zeit von 24 Std wachsen die Knospen etwa um das 1—5fache ihres Durchmessers (100—500 μ), aus diesem Bereich wurde die letzte Richtungsänderung, als mehr oder weniger scharfer Knick erkennbar, gemessen. Alle Knospen wurden ausgemessen, mit Ausnahme derjenigen, die kurz vor oder nach dem Abschluß eines Zoids standen. In diesem Zeitabschnitt ist die Wachstumsgeschwindigkeit sehr gering.

Schon die aus einer Küvette gewonnenen Meßwerte variieren so stark, daß nachprüfbare Aussagen nur an Hand sehr vieler Einzelmessungen möglich sind. Eine Versuchsserie von 10 Küvetten ergab 100—200 Meßwerte, für einen Intensitäts- oder Wellenlängenbereich waren bis zu 12 Serien notwendig, die alternierend mit Serien aus anderen Bereichen gewonnen wurden. Für die statistische Bearbeitung wurden die auf 1^{0} genau abgelesenen Werte in Klassen von 5^{0} zusammengefaßt. Berechnet wurden arithmetisches Mittel (M), Streuung (σ) und mittlere Abweichungen des Mittelwertes (m) und der Streuung (m_σ). Nach Schilder und Schilder (1951) wurden folgende Symbole und Formeln verwendet:

$$M = (V_M + b) \cdot \text{Klassengröße}; \quad b = \frac{\sum p \cdot D}{n}; \quad D = V - V_M;$$

$$\sigma = \pm \sqrt{\frac{\sum p \cdot D^2}{n-1} - b^2} \cdot \text{Klassengröße};$$

$$m = \pm \frac{\sigma}{\sqrt{n}}; \quad m_\sigma = \pm \frac{\sigma}{\sqrt{2n}}.$$

Beträgt der Abstand zweier Mittelwerte (bei gleich großem m) 4 m, so sind sie bei der hier großen Anzahl der Freiheitsgrade mit einer Wahrscheinlichkeit von mehr als 99,5% different. In den Diagrammen sind die Mittelwerte daher mit der zweifachen mittleren Abweichung ($\mp 2m$) angegeben.

Zur Messung der *Absorptionskurven* ganzer Zoide wurden die gleichen Lichtquellen, Wärmefilter und Farbfilter verwendet wie für die Bestimmung des Aktionsspektrums. Über das Spiegel-Kondensor-System wurde das Licht in ein Mikroskop geleitet. Einzelne Bryozoenästchen wurden in Seewasser unter ein abgedichtetes Deckglas gebracht. Als Meßinstrument diente die Mikrophotomeßeinrichtung mit Meßverstärker von Zeiss. Gemessen wurden Teile der Knospen gegen Seewasser.

Die Registrierung der *Zellbewegungen* in der Knospenkuppe erfolgte an vertikal nach oben wachsenden Knospen (Abb. 2). Das seitliche Reizlicht kam von einer Mikroskopierleuchte (Monla-Leitz 5 V, 6 A), die auf eine Beleuchtungsstärke von etwa 1,5 Lux am Versuchsplatz abgeschwächt war. Alle 5 oder 10 min wurde die Knospenkuppe durch das Mikroskop auf Kodak-Tri-X-Film mit Licht von $\lambda =$ 674 mμ photographiert. Zur Auswertung mußten die im Negativ bereits 100fach vergrößerten Abbilder noch einmal um das 20fache durch Projektion vergrößert werden. Auf einer weißen Unterlage wurde der nicht sehr scharfe Rand der Knospenkuppe festgehalten, auf Transparentpapier die Zellplatte nachgezeichnet. Beim nächsten Bild war zunächst der Knospenrand mit der weißen Unterlage, dann die Zellplatte mit der vorher gezeichneten Zellplatte soweit wie möglich zur Dekkung zu bringen. Darauf wurde die Verschiebung der Unterlage gegen das

Transparentpapier festgestellt. Auf diese Weise konnte die Bewegung der gesamten Zellplatte ermittelt werden, die aus der Beobachtung nur weniger Zellen nicht zuverlässig zu erschließen ist.

C. Experimentelle Befunde

1. Die Abhängigkeit der Wuchsform von der Salzkonzentration des Seewassers

Bugula avicularia bildet strauchförmige Kolonien, deren Äste aus Doppelreihen von Einzeltieren (Zoiden) bestehen. Eine phototropische Wendung der Doppelreihe ist nur ungenau zu messen; außerdem wird die Lichtreaktion durch die komplizierte Morphogenese der Zoide in der Doppelreihe verdeckt. So sind die Zoide der beiden zusammenhängenden Ketten gegeneinander um eine halbe Zoidlänge versetzt; die wachsenden Knospenkuppen befinden sich dabei auf gleicher Höhe, jedoch ist ihre Wachstumsgeschwindigkeit gesetzmäßig verschieden: z.B. wächst eine Knospe fast nicht, wenn ein Zoid gerade vollendet ist und sich abkammert. In der Doppelreihe sind die Zoidachsen außerdem nicht gerade, sondern in charakteristischer Weise mehrmals geknickt. Gegenseitige morphogenetische Beeinflussungen beider Nachbarn sind hier nach SCHNEIDER (1959a) zu vermuten. Es erschien daher erstrebenswert, die Lichtreaktionen an Knospen von Einzelreihen zu messen.

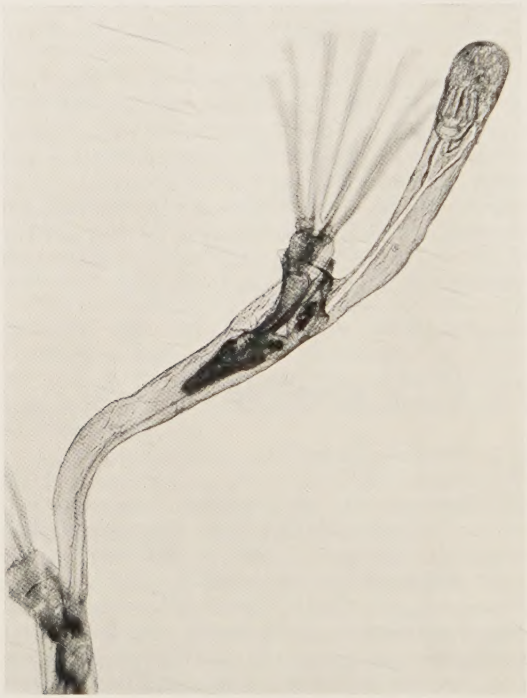


Abb. 1. Mikrophotographie eines lebenden Astes von *Bugula avicularia*. Seewasserdichte 1,017. — Die im Bild nach oben wachsende Knospe bekam zunächst 2 Tage lang Licht von rechts. Während dieser Zeit wurde ein Zoid abgekammert; die weiterwachsende Knospe wurde einen Tag lang von oben belichtet. — In der Knospe sieht man die Anlage eines Tentakel-Darm-Apparates. Am Kuppenscheitel ist die hier relativ kleine Zellplatte im optischen Schnitt zu erkennen; sie erscheint als Reihe schwarzer Flecken, aufgrund des starken Brechungsindex der sphärischen Zellen. — Durchmesser der Knospe oben etwa 100 μ. — Auf der im Bild linken Seite des Zoids liegt das Aperturfeld und die Tentakelkrone, diese Seite ist die *Vorderseite* des Zoids. Im Bilde rechts: Rückseite des Zoids

Normalerweise treten nur in bestimmten Wachstumsphasen einzeln wachsende Knospen auf: Wenn in der Doppelreihe eines der Zoide eine Doppelknospe bildet,

wird der Kontakt zum benachbarten Zoid aufgegeben. Dieses wächst dann kurze Zeit allein weiter, bis es ebenfalls eine Doppelknospe hervorbringt. Einzeln wachsen auch die ersten aus der Larve sprossenden Zoide (Primärzoid = Ancestrula), ebenfalls die „ancestruloiden" Zoide, die aus alten Stockteilen oder Rhizoiden auskeimen. Unter guten Bedingungen findet man in diesen Fällen nach zwei bis drei Zoiden wieder eine Doppelknospe. Bei den im Laboratorium gehaltenen Tieren von SCHNEIDER (1959a) traten hin und wieder auch längere Einzelreihen auf, in denen die Zoide länger als in der Doppelkette waren und nur selten Avicularien ausbildeten. Dieses „ancestruloide" Wachstum war besonders nach verschiedenartigen Störungen zu beobachten, wie Wärmeschocks und mechanischen Eingriffen (Festklemmen der Ästchen). Manchmal traten auch extrem lange Zoide auf, die das Vielfache der normalen Zoidlänge erreichten.

Vor allem kann man ancestruloides Wachstum auch durch Störung der in den Zuchtschälchen vorhandenen Mikrofauna und -flora hervorrufen (z. B. beim Reinigen der Schälchen). Auch chemische und physikalisch-chemische Einflüsse wirken in gleicher Weise. Neben den exogenen Einwirkungen dürfen nach SCHNEIDER (1959a) auch endogene Ursachen nicht ausgeschlossen werden.

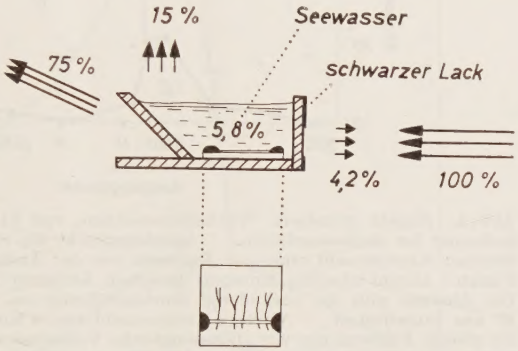


Abb. 2. Schematische Darstellung der Versuchsküvette. Bei nicht schräggestellter Rückwand würden etwa 4 % des einfallenden Reizlichtes von der Gegenseite auf das Versuchsobjekt fallen. — Unten: Bryozoenäste werden unter ein Glasstäbchen geklemmt, das mit wasserfestem Klebstoff („Uhu") auf einem Glasplättchen befestigt ist

Es war die Frage, ob sich einreihig wachsende Kulturen unter kontrollierbaren Bedingungen züchten ließen. Für die Untersuchung der phototropischen Reaktion mußte über längere Zeit vergleichbares Tiermaterial zur Verfügung stehen. Diese Forderung wurde hinreichend erfüllt: Durch Änderung der Salzkonzentration des Seewassers konnten Dauerkulturen fast ausschließlich in Einzelreihen wachsender Zoide erzielt werden (Abb. 1). Abb. 3 zeigt, wie nach einer sprunghaften Konzentrationsänderung das Doppelreihenwachstum an den Grenzen eines breiten Bereichs der Seewasserdichte völlig in Einzelreihenwachstum übergeht. Gleichzeitig ist die wesentlich stärkere Vermehrungsrate im Doppelreihenbereich zu sehen. Auch die Wachstumsgeschwindigkeit der Knospen ist hier größer.

Für die Versuchskulturen war eine Seewasserdichte von 1,017 optimal, da bei langsamer Eingewöhnung der Übergangsbereich der beiden Wuchsformen zwischen den Dichtewerten 1,018 und 1,020 liegt. Seit etwa 3 Jahren werden die einreihig wachsenden Kulturen weitergezüchtet, wobei sich nach der Umgewöhnung keine neuen Änderungen der Wuchsform zeigten.

Offensichtlich wirkt sich neben vielen anderen Faktoren die Salzkonzentration des Seewassers auf die Morphogenese des Cystids aus. Vorübergehend findet man auch während der Eingewöhnung an die neue Salzkonzentration interessante

Veränderungen der Cystidform. Das Cystid kann auf die mehrfache Dicke anschwellen. Die Knospenbasis wird dabei geteilt, es entstehen zwei Knospen. Hiernach könnte man die merkwürdige Schwalbenschwanzform der normalen Knospenbasis als Vereinigung zweier tropfenförmiger Basen deuten (vgl. dazu SCHNEIDER 1959a).

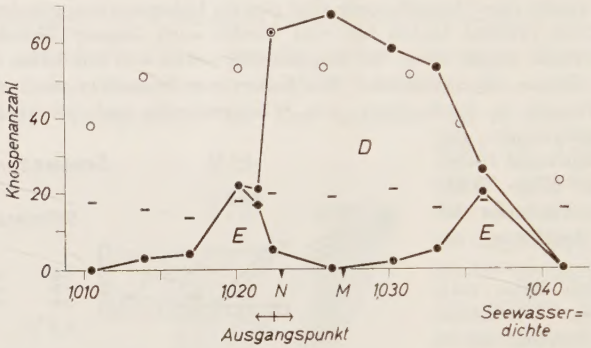


Abb. 3. *Bugula avicularia*. Wachstumsreaktion von 11 Kulturen auf sprungartige Veränderung der Seewasserdichte. — Ausgangspunkt des Sprunges bei der Dichte 1,022. — Striche: Knospenzahl einzelner Kulturen *vor* der Änderung der Seewasserdichte. Volle Punkte: Anzahl lebender Knospen derselben Kulturen 7 Tage nach der Dichteänderung. Die Abszisse gibt die veränderte Seewasserdichte an. *D:* Knospen aus Doppelreihen; *E:* aus Einzelreihen. — Kreise: Knospenzahl von 8 Kontrollkulturen nach 7 Tagen, die die gleiche Futtermenge wie abszissengleiche Versuchskulturen erhielten, aber die Dichteänderung *nicht* mitgemacht hatten; die Knospen dieser bei der Seewasserdichte des Ausgangspunktes (1,022) verbliebenen Kulturen behielten das Wachstum in Doppelreihen mit wenigen Ausnahmen bei. — *M*: Dichte des Mittelmeer-; *N*: des Nordseewassers

2. *Die Intensitätsabhängigkeit der phototropischen Wendung*

Die Abhängigkeit der phototropischen Wendereaktion von der Beleuchtungsstärke (= Lichtintensität) wird bereits von SCHNEIDER (1958a) angegeben (Abb. 4a). Die Reaktion steigt zunächst proportional dem Logarithmus der Beleuchtungsstärke (log I), fällt bei etwa 100 Lux auf ein Drittel der Maximalhöhe und nimmt dann langsam weiter ab. Mit der beschriebenen Methodik, die sich nur in der Verwendung von Küvetten mit schräger Rückwand unterschied, konnten diese Befunde im Wesentlichen bestätigt werden. Ein deutlicher Unterschied zeigt sich nur in der etwa auf ein Drittel verringerten Gesamthöhe der neu gemessenen Werte (Abb. 4b). Möglicherweise ist die schwächere Reaktion auf veränderte Kulturbedingungen zurückzuführen (Verringerung der Seewasserdichte). Im logarithmischen Anstieg der Reaktion sowie im relativen Umfang und in der Lage des Reaktionsabfalls bei etwa 100 Lux stimmen beide Kurven überein.

3. *Das Aktionsspektrum der phototropischen Reaktion*

Das Aktionsspektrum wurde in zwei Meßreihen mit größerem zeitlichen Abstand untersucht: erste Reihe (Abb. 5a) in einem Wellenlängenbereich von 411 bis 625 mμ; zweite Reihe (Abb. 5b) in einem Wellenlängenbereich von 356—686 mμ.

Dabei lag die erste Meßreihe (a) zeitlich unmittelbar nach der Aufnahme der Intensitätsreaktionsbeziehung (Abb. 4b), die zweite mehrere Monate danach. Wie bei den Kurven des Intensitäts-Reaktions-Diagramms zeigte sich hier eine Höhendifferenz der Meßwerte, deren Ursache unbekannt ist. Nach Stichprobenmessungen

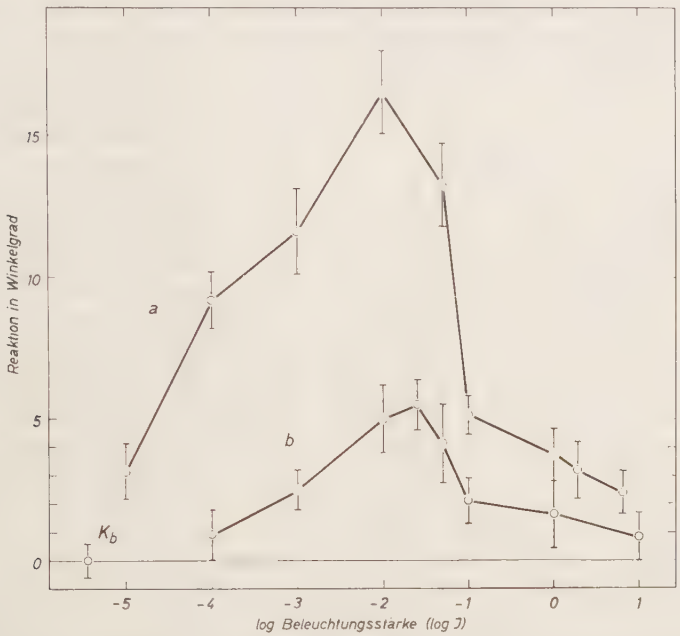


Abb. 4. *Bugula avicularia*. Phototropische Reaktion (in Winkelgraden) in Abhängigkeit vom Logarithmus der Reizintensität. Mittelwerte mit $\mp$ 2facher mittlerer Abweichung ($\pm 2m$) aufgetragen. Weißes Licht einer Mikroskopierleuchte. Log $I = 0$ entspricht einer Beleuchtungsstärke von etwa 1500 Lux. Belichtungszeit nach mehrstündiger Dunkeladaptation 15 min. Messung der Winkel nach 24 Std. — *a* SCHNEIDER (1958a), Gesamtzahl der Einzelmessungen 3594 (Dichte des Nordseewassers). — *b* Reaktionen von Kulturen in verdünntem Seewasser (Dichte 1,017). *K* Kontrollversuch ohne Belichtung. Gesamtzahl der Einzelmessungen 2985

lagen zur Zeit der Messung von b auch die Werte des Intensitäts-Reaktions-Diagramms entsprechend höher.

Für die Messung der Wellenlängenabhängigkeit der phototropischen Reaktion war es notwendig, hohe Intensitätsbereiche zu vermeiden. Aufgrund von Vorversuchen mit verschiedenen Intensitäten bei mehreren Wellenlängen wurde der Intensitätsbereich so gewählt, daß der Wert des Aktionsspektrums bei 506 mμ etwa einer Reaktion auf weißes Licht der Beleuchtungsstärke von 1,5 Lux (log $I =$ -3, in Abb. 4) entsprach. Dieser Wert lag etwa in der Mitte des aufsteigenden Teils der Intensitäts-Reaktions-Kurve. Daher war bei gleicher Quantenanzahl für wirksamere Wellenlängen mit stärkerer Reaktion, für weniger wirksame Wellenlängen mit schwächerer Reaktion zu rechnen. Der willkürlich gewählte Wert 506 mμ erwies sich als der Maximalwert des Aktionsspektrums.

Mit hinreichender statistischer Wahrscheinlichkeit zeigt die Empfindlichkeit der phototropischen Reaktion ein Maximum bei etwa 500 mμ,

ein Minimum bei 400 mμ, einen Anstieg zu kürzeren Wellenlängen und eine obere Grenze bei ungefähr 700 mμ.

4. Die spektrale Wirksamkeitskurve

Die Stärke der phototropischen Wendung ist bei geringen Intensitäten logarithmisch von der Beleuchtungsstärke, bzw. logarithmisch von der Anzahl der absorbierten Quanten abhängig. Demnach gibt das Aktionsspektrum nur in logarithmischer Verzerrung an, wieviele Quanten relativ in jedem Spektralbereich absorbiert werden bzw. wirksam sind. Jedoch läßt sich mit Hilfe der Intensitäts-Reaktionskurve (Abb. 4) die relative Wirksamkeit der Spektrallichter bzw. die relative Anzahl der vom photochemischen System bei jeder Wellenlänge absorbierten, wirksamen Quanten ermitteln. Für jeden Reaktionswert auf der Ordinate des Aktionsspektrums wird der entsprechende, gleichhohe Reaktionswert der Intensitätskurve aufgesucht und die zugehörige Beleuchtungsstärke auf der Abszisse in Relativwerten abgelesen. Diese Werte ergeben, über der Wellenlänge aufgetragen, die Wirksamkeitskurve des Spektrums (Abb. 6), die mit dem Absorptionsspektrum des für *Bugula* zu fordernden photochemischen Systems übereinstimmten sollte. Eine Übereinstimmung zwischen Wirksamkeitskurve und Absorptionsspektrum ist nur dann gegeben, wenn dem lichtempfindlichen Farbstoff keine

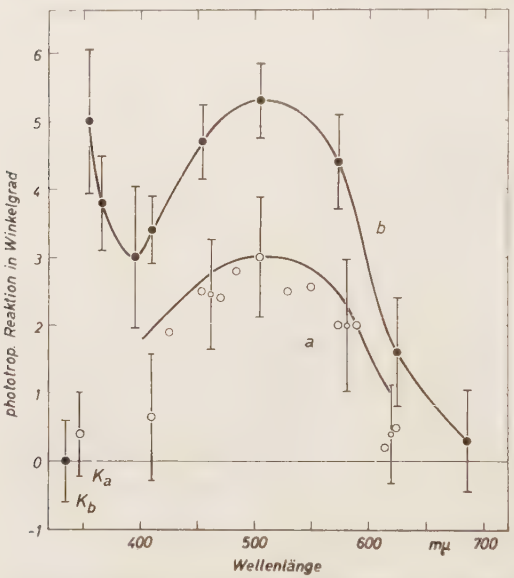


Abb. 5. *Bugula avicularia*, Aktionsspektrum. — Phototropische Reaktion (in Winkelgraden) in Abhängigkeit von der Wellenlänge quantengleicher Lichter. 15 min Belichtung nach mehrstündiger Dunkelzeit. — *a* Große Kreise: zeitlich kurz nach Abb. 4 *b* gemessen. (Kleine Kreise: für die Berechnung von $2m$ wurden je zwei benachbarte Mittelwerte vereinigt.) — *b* Volle Kreise: einige Monate nach *a* gemessen. Mittelwert $\pm 2m$. — K_a und K_b: zugehörige Kontrollwerte. Anzahl der Einzelmessungen a 3083, b 9383. — Die Mittelwerte von *b* wurden durch einen idealisierten Kurvenzug verbunden. Zum Vergleich beider Meßreihen wurde Kurve *b* mit verringerter Höhe in die Werte von *a* (Kreise) eingezeichnet (untere Kurve). Die Reaktion bei $\lambda = 506$ mμ entspricht einer Reaktion, die durch weißes Licht der Beleuchtungsstärke $\log I = -2{,}8$ hervorgerufen wird, vgl. *a* mit Abb. 4 *b* (Reaktion von 3° bei $\log I = -2{,}8$). Zur Zeit der Messung von b zeigte die Intensitätsabhängigkeitskurve ebenfalls höhere Ordinatenwerte

filternden Farbstoffe vorgelagert sind und wenn man die Wirksamkeitskurve auf ein energiegleiches Spektrum umrechnet.

Die Wirksamkeitskurve wurde hier unter der Voraussetzung ermittelt, daß die Intensitätsabhängigkeit in allen Wellenlängen den gleichen Verlauf hat. Dies ist dann der Fall, wenn nur *ein* photosensibler Farbstoff vorliegt und jedes absorbierte und wirksame Lichtquant die gleiche photochemische Primärreaktion auslöst.

Bei der Umrechnung des gemessenen Aktionsspektrums in die spektrale Wirksamkeitskurve verzerrt sich die Kurvenform; damit ändert sich auch die Größe der mittleren Abweichung (m) vom Mittelwert. Je nach Ordinatenhöhe des Mittelwertes wird m relativ größer oder kleiner, wobei jedoch die statistischen Beziehungen der Mittelwerte untereinander gleich bleiben. Bei hohen Ordinatenwerten würde die Abweichung des Mittelwerts relativ groß erscheinen, bei niederen Ordinatenwerten sehr gering. Demnach ist die Lage der Punkte schwacher Wirksamkeit, also auch die „Basisbreite" der Kurve statistisch gut gesichert. Die Aussage über die Lage des Maximums bei etwa 500 mμ ist aufgrund der hohen mittleren Abweichung des Mittelwerts relativ unsicher, jedoch gewinnt sie dadurch an Wahrscheinlichkeit, daß hier eine symmetrische Kurvenform zu erwarten ist.

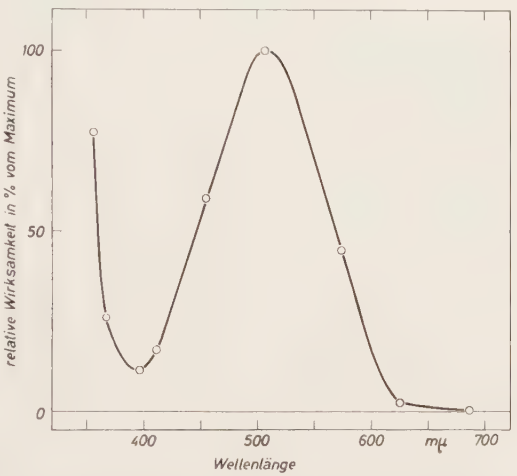


Abb. 6. *Bugula avicularia*. Wirksamkeitskurve quantengleicher Spektrallichter. — Ordinate: relative spektrale Empfindlichkeit der phototropischen Reaktion; entspricht dem reziproken Wert der Quanten pro Fläche und Zeiteinheit, die notwendig wären, um bei allen Wellenlängen die gleiche Reaktion auszulösen. Berechnet aus dem Aktionsspektrum (Abb. 5*b*) und der Intensitäts-Reaktions-Kurve (Abb. 4, s. Text)

Das Maximum der Wirksamkeitskurve würde sich bei einer Umrechnung des quantengleichen in ein energiegleiches Spektrum um etwa 6 mμ nach längeren Wellenlängen verschieben.

5. *Absorptionsmessungen an ganzen Zoiden*

Um zu prüfen, ob das Aktionsspektrum durch filternde Farbstoffe verzerrt ist, wurden Absorptionskurven einzelner Zoide gemessen. Abb. 7 läßt einen allgemeinen Anstieg der Absorption zu kürzeren Wellenlängen erkennen. Dabei ist die Absorption normaler Zoide mit und ohne Knospenkuppe (a—c), total ausgehungerter Zoide (d, e) und durch Ausquetschen entleerter Cystidhüllen (f) nur graduell verschieden. Würde man den Einfluß eines Filters berücksichtigen, dessen Absorption durch die Kurven d—f angegeben wird, so würde sich das Maximum der

Wirksamkeitskurve (Abb. 6) um nur 2 mμ nach kürzeren Wellenlängen verschieben.

Da die Unterschiedsempfindlichkeit des Meßinstruments 1—2% betrug, war es mit der verwendeten Anordnung nicht möglich, schwach konzentrierte Farbstoffe zu erfassen. Außerdem konnten die Messungen nur bei sehr hohen Lichtintensitäten am Objekt vorgenommen werden, so daß möglicherweise vorhandene lichtempfindliche Farbstoffe nicht unverändert in den Absorptionskurven erscheinen würden. Mit dem Auge ist an den fast farblosen, durchsichtigen Zoidknospen keine Farbänderung festzustellen, wenn man sie nach längerer Dunkelheit ans Licht bringt.

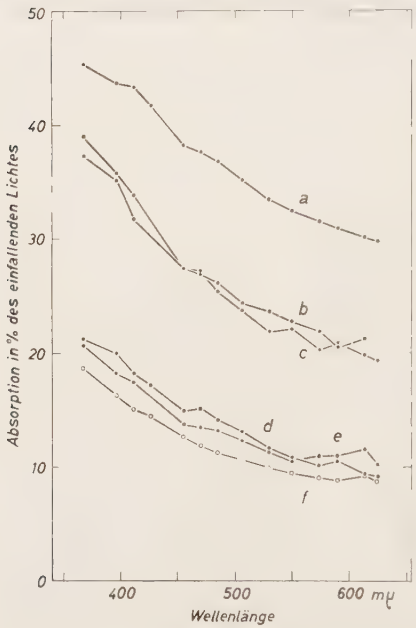


Abb. 7. *Bugula avicularia*, Absorption lebender Zoide. — *a* Ancestruloides Zoid (mit Knospenkuppe). *b* Zoid (mit Knospenkuppe). *c* Zoid (ohne Knospenkuppe). *d* und *e* ausgehungerte Zoide. *f* Cystidwand einer ausgequetschten Knospe. — In jedem Punkt wurde dreimal die Absorption des Objektes bestimmt, vor und nach jeder Einzelmessung die Absorption des Seewassers gemessen. Messung mit Mikrophotomeßeinrichtung (Zeiss)

6. Die Komponenten der Richtungsänderungen beim Zoidwachstum

Die Streuung der Meßwerte bei der Messung des Krümmungswinkels in Abb. 4 und 5 war erheblich. Auffällig ist, daß auch die Kontrollmessung nichtbelichteter Kulturen stark streuende Werte lieferte (s. auch Variationspolygone von Kontrollversuchen, Abb. 12). Die Zoide dieser Kulturen zeigten ebenfalls Richtungsänderungen, so daß sie wie belichtete Kulturen ausgemessen werden konnten. Der Erklärung bedarf auch die Tatsache, daß ein großer Teil der Knospen scheinbar negativ phototropisch reagiert.

Da sich die Zoide in unbelichteten Kulturen nach allen Seiten wenden, könnte man zunächst annehmen, daß hier *zufällige*, vom Licht unabhängige Richtungsänderungen des wachsenden Systems zum Ausdruck kommen, denen sich die Wendung zum Licht überlagert. Es stellte sich jedoch heraus, daß ein Anteil dieser Schwankungen auf *morphogenetische* Ursachen zurückgeht: Ein einzelnes Zoid wendet sich im Dunkeln unregelmäßig nach *verschiedenen Seiten*, bevorzugt jedoch nach *der dem Aperturfeld entgegengesetzten Seite*. Diese Seite soll hier als „Rückseite" bezeichnet werden (Abb. 1). Wächst ein einreihiges Ästchen längere Zeit im Dunkeln, so beschreibt es folglich unregelmäßige, aber gleich-

sinnig gewundene Spiralen. Gibt man gerichtetes Dauerlicht, so wächst das Ästchen mit Richtungsschwankungen nach verschiedenen Seiten in der Summe geradeaus, steht aber dabei bis zu einem Winkel von etwa 30° nach rückwärts gekippt zur Einfallsrichtung des Lichtes. In dieser Stellung ist offensichtlich die Wendetendenz zur Zoidrückseite mit der *phototropischen Wendetendenz* im Gleichgewicht. Man muß also drei Arten von Richtungsänderungen unterscheiden:

1. Unregelmäßige Wendungen nach verschiedenen Seiten.

2. Wendungen zur Rückseite des Zoids = morphogenetisch festgelegte Wendungen.

3. Lichtgerichtete Wendungen.

Die Richtungsänderungen (1) und (2) treten im Dunkeln und im Licht auf; ihnen sind in gerichtetem Licht phototropische Wendungen (3) überlagert. Einem Knick in der Zoidachse kann man im Einzelfall nicht ansehen, wie groß die Anteile der drei Arten von Wendungen sind; für mehrere Individuen lassen sich jedoch die mittleren Anteile der Wendungen (1 + 2) und (3) bestimmen: Notiert man bei der Messung der Winkel die Lage des Zoids, so können die mit der Vorderseite und die mit der Rückseite zum Licht zeigenden Zoide gesondert ausgewertet werden. Das Ergebnis zeigt Abb. 8 in schematisierter Form. Zugrunde liegen die in Tabelle 1 aufgeführten Mittelwerte aus zwei Versuchsgruppen. Die mittlere Wendung ist für die beiden gegensätzlichen Stellungen zum Licht durch je eine Zoidknospe dargestellt. Darunter sind die gemessenen Winkel (α_1, α_2) verdeutlicht. Aus ihnen berechnen sich durch vektorielle Addition und Subtraktion der Wertepaare zwei Größen (β und γ), deren eine (β) in beiden Versuchsgruppen gleich groß ist während die andere (γ) von der Belichtungszeit abhängt.

$$\frac{\vec{\alpha_1} + \vec{\alpha_2}}{2} = \vec{\gamma} \qquad \frac{\vec{\alpha_1} - \vec{\alpha_2}}{2} = \vec{\beta}$$

Auf diese Weise kann man für eine größere Anzahl von Meßwerten, jedoch nicht für eine einzelne Knospe, die mittlere phototropische Reaktion von der mittleren Wendung zur Zoidrückseite trennen. Man muß annehmen, daß sich in der einzelnen Knospe beide Wendetendenzen additiv überlagern.

Bei der zweiten Messung des Aktionsspektrums (Abb. 5 b) wurden die von Vorder- und Rückseite belichteten Zoide getrennt ausgewertet (Abb. 9, α_2 und α_1). γ ist die Komponente der phototropischen Wendung (die gleichen Werte sind in Abb. 5 b eingetragen). β ist die auch im Dunkeln (s. Kontrollversuch) vorhandene Wendung zur Zoidrückseite; die Größe dieser von der Licht*richtung* unabhängigen Wendung wird anscheinend durch das Licht beeinflußt.

Sollte mit genügender Wahrscheinlichkeit aus der gestrichelten Kurve (Abb. 9, β) eine charakteristische Wellenlängenabhängigkeit von β hervorgehen, so müßte man sie als Aktionsspektrum einer Lichtwirkung auf die lichtrichtungsunabhängige Wendung zur Zoidrückseite ansehen. Ein weiterer Hinweis darauf ist in Abb. 11 enthalten, die im nächsten Abschnitt behandelt wird. Mit hinreichender Wahrscheinlichkeit kann man die Wellenlängenabhängigkeit von β und γ als verschieden bezeichnen.

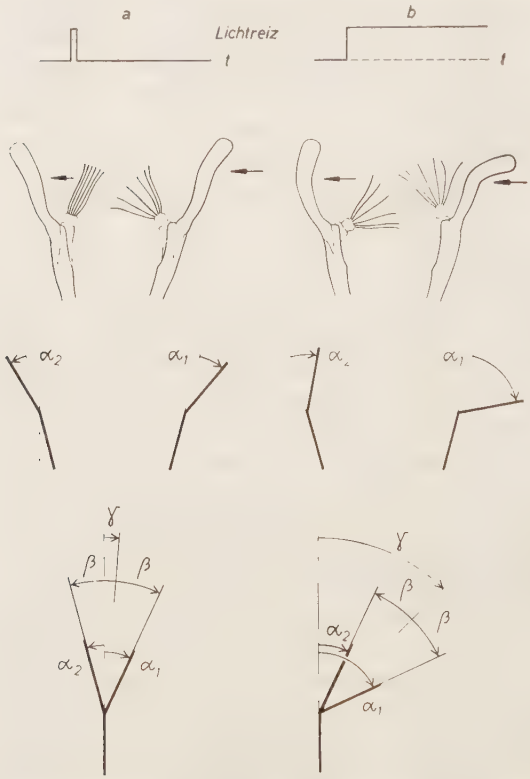


Abb. 8 a u. b. Getrennte Auswertung der von der Vorderseite und von der Rückseite belichteten Zoide. – Schematisierte Darstellung zweier Versuchsgruppen: a kurze, b lange Belichtungszeit. Die Mittelwerte der zugrunde liegenden Messungen (Tabelle 1) werden durch einzelne Knospen vertreten (Tentakelkrone liegt auf der Vorderseite des Zoids). Pfeile deuten auf den Ort des Knospenscheitels zu Beginn der Belichtung von rechts. – α_1, α_2 Mittelwerte bei Belichtung von Rück- und Vorderseite. β und γ additiv einander überlagerte Komponenten der Gesamtwendung. β Wendung zur Rückseite des Zoids. γ Phototropische Wendung

Tabelle 1. *Meßwerte für den in Abb. 8 schematisch dargestellten Versuch*

Stellung der Zoide zum Licht	15 min Licht		36 Std Licht	
	Vorderseite zum Licht gerichtet	Rückseite zum Licht gerichtet	Vorderseite zum Licht gerichtet	Rückseite zum Licht gerichtet
Anzahl der Einzelmessungen	24	10	22	24
Mittlere Wendung nach 36 Std (+ = zum Licht)	$-7{,}4^0$ (α_2)	$+9{,}8^0$ (α_1)	$+29{,}0^0$ (α_2)	$+43{,}6^0$ (α_1)
Phototropische Wendung (γ)	$\frac{-7{,}4^0+9{,}8^0}{2} = 1{,}2^0$		$\frac{+29{,}0^0+43{,}6^0}{2} = -36{,}3^0$	
Wendung zur Zoid-Rückseite (β)	$\frac{+7{,}4^0+9{,}8^0}{2} = 8{,}6^0$		$\frac{-29{,}0^0+43{,}6^0}{2} = -7{,}3^0$	

Auch war eine Korrelation zwischen β und γ bei gleicher Wellenlänge nicht nachzuweisen.

7. *Die Variabilität der Wachstumsrichtung*

Durch die Berücksichtigung der Seitenlage des Zoids zum Licht läßt sich die phototropische Wendung genauer ermitteln, da es nun gleichgültig ist, ob mehr Zoide von der einen als von der anderen Seite vom Licht getroffen werden. Außerdem verringert sich die Streuung dadurch, daß zwei vorher zusammengeworfene, um etwa 10° gegeneinander verschobene Kollektive getrennt ausgewertet werden.

Den weitaus größten Anteil der Variabilität (hier als Streuung angegeben) liefern die vom Licht unabhängigen Wendungen. Dies geht daraus hervor, daß sich die mittlere Gesamtstreuung (σ_m) auch bei phototropisch wirksamen Wellenlängen kaum über die mittlere Streuung der Kontrollversuche (K) erhebt, manchmal sogar darunter bleibt (Abb. 10).

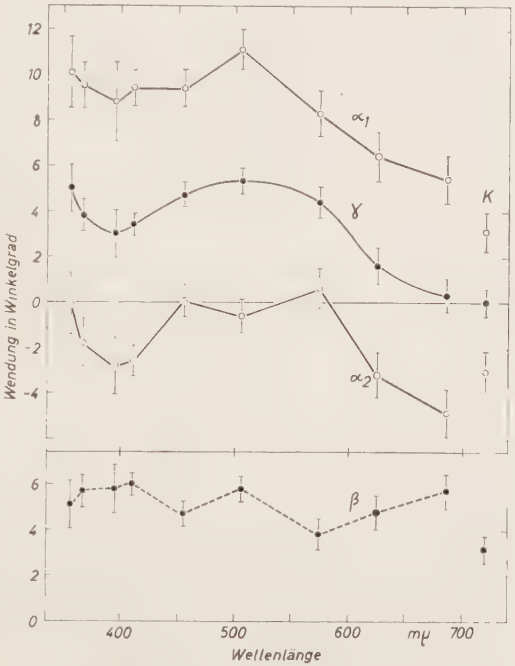


Abb. 9. Zweite Messung des Aktionsspektrums (Abb. 5 b), getrennte Auswertung der von Vorder- und Rückseite belichteten Zoide. — Wendung in Winkelgraden, positiv: zum Licht (gilt nicht für β). α_1 von der Rückseite belichtete Zoide; α_2 von der Vorderseite belichtete Zoide. $\frac{\vec{\alpha}_1 - \vec{\alpha}_2}{2} = \vec{\beta}$, Wendung zur Rückseite des Zoids; $\frac{\vec{\alpha}_1 + \vec{\alpha}_2}{2} = \vec{\gamma}$, phototropische Wendung. (Näheres s. Text und Abb. 8.) Anzahl der Einzelmessungen insgesamt 9383. Mittelwerte $\pm 2m$

Die zusätzliche Streuung ($\Delta\sigma$) läßt sich varianzanalytisch aus der Gesamtstreuung (σ_m) und der Streuung des Kontrollversuchs (σ_K) berechnen (abgekürzt nach Henrysson, Haseloff und Hoffmann 1960):

$$\Delta\sigma = \sqrt{\sigma_m^2 - \sigma_K^2}\,.$$

Die Gesamtstreuung (σ_m) ist dabei der Mittelwert aus den Streuungen $\sigma_{\alpha 1}$ und $\sigma_{\alpha 2}$ der beiden getrennt ausgewerteten Zoidgruppen:

$$\sigma_m = \sqrt{\frac{\sigma_{\alpha 1}^2 + \sigma_{\alpha 2}^2}{2}}\,.$$

Für die Messung bei $\lambda = 506\ m\mu$ ergibt sich bei einer Gesamtstreuung (σ_m) von 10^0 eine zusätzliche Streuung ($\Delta\sigma$) von etwa 4^0 gegenüber dem Kontrollwert ($\sigma_K = 9^0$).

Wahrscheinlich ist auch die bei Belichtung auftretende zusätzliche Streuung ($\Delta\sigma$) größtenteils auf die im Licht zunehmenden Wendungen zur Zoidrückseite zurückzuführen. Dafür spricht die Ähnlichkeit des Kurvenverlaufs von σ_m und β (Abb. 11).

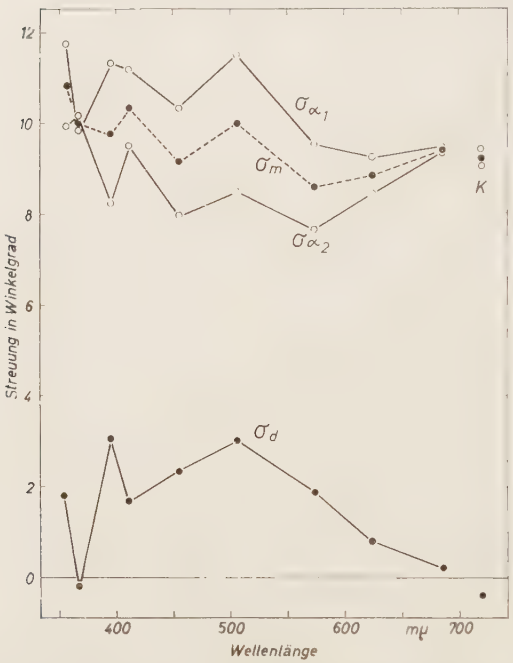


Abb. 10. Streuung (σ) der Meßwerte von Abb. 9, α_1 und α_2, mittlere Streuung σ_m und Differenz der Streuungen ($\sigma_d = \sigma_{\alpha 1} - \sigma_{\alpha 2}$)

Die Streuung der phototropischen Reaktion selbst ist also so gering, daß sie in den Messungen überhaupt nicht in Erscheinung tritt. Die Abwendung eines großen Anteils der ausgemessenen Knospen vom Licht ist daher nur scheinbar eine negativ phototropische Reaktion und in Wirklichkeit auf die große Streuung der morphogenetisch festgelegten Richtungsänderungen zurückzuführen.

Diese große Streuung wirkt gleichsam als ein Vergrößerungsmechanismus, der es gestattet, bei der statistischen Berechnung der mittleren phototropischen Wendung eine Klassengröße von 5^0 zu wählen. Ohne die überlagerte Streuung würden sich die phototropischen Wendungen bei der Messung des Aktionsspektrums nur auf 1—2 statt etwa 15 Klassen verteilen. Diesem Vergrößerungsmechanismus ist es also zu verdanken, daß die Fehler bei der Winkelmessung zu vernachlässigen sind.

Der ähnliche Kurvenverlauf von σ_m und β weist auf eine positive Korrelation zwischen der Größe der Wendung zur Zoidrückseite und der Größe der Streuung. Von der ersten Messung des Aktionsspektrums ist nur die Streuung der *unzerlegten* Meßwerte bekannt (Abb. 11, σ). Da diese eine große Ähnlichkeit in der Wellenlängenabhängigkeit zu den Kurven aus der zweiten Messung des Aktionsspektrums (σ_m und β) zeigt, wird die im vorigen Abschnitt geäußerte Vermutung bestätigt, daß die Größe der nicht lichtgerichteten Wendung der Zoide zur Rückseite eine charakteristische Wellenlängenabhängigkeit besitzt.

Die Differenz der Streuungen $\sigma_{\alpha 1}$ und $\sigma_{\alpha 2}$ in Abb. 10 zeigt eine dem Aktionsspektrum ähnliche Kurvenform, solange man von den Werten unter 400 mμ absieht. Dafür bietet sich eine Erklärung an, wenn man die Variationspolygone der Meßwerte betrachtet. In Abb. 12 sind sie flächengleich, d. h. auf gleiche Anzahl von Meßwerten bezogen dargestellt. Die Polygone der von vorn ($V_{\alpha 2}$) und von rückwärts ($V_{\alpha 1}$) belichteten Zoide sind im Kontrollversuch etwa spiegelbildlich symmetrisch (rechte Seite der Abbildung): Bringt man sie durch Spiegelung um die dünne vertikale Linie zur Deckung, so zeigen sie nur geringe Differenzen (unten). Bei starker phototropischer Reaktion (linke Kurve, 455, 506 und 574 mμ) zeigen sich bei Spiegelung charakteristische Differenzen. Jede Kurve hat gegenüber der anderen eine Ausbuchtung bei 0° Reaktion (unten). Da der Mittelwert von $V_{\alpha 2}$ bei 0° liegt, wird die Streuung dieser Werte durch die Ausbuchtung verringert; umgekehrt wird die Streuung von $V_{\alpha 1}$ größer, da die Ausbuchtung nicht mit dem von 0° entfernten Mittelwert zusammenfällt.

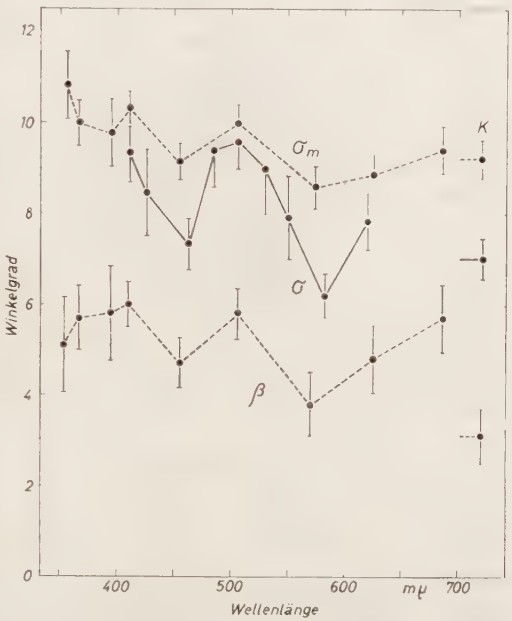


Abb. 11. $\beta \pm 2m$ aus Abb. 9: Wellenlängenabhängigkeit der Wendung der Knospen zur Zoidrückseite (zweite Messung des Aktionsspektrums). — $\sigma_m \pm 2m_\sigma$ aus Abb. 10: mittlere Streuung sämtlicher Meßwerte aus der zweiten Messung. — $\sigma \pm 2m_\sigma$: mittlere Streuung sämtlicher Meßwerte (erste Messung, Abb. 5a); Erläuterung s. Abschnitt C, 7. *K* zugehörige Kontrollwerte

Die Ausbuchtungen beider Kurven bei 0° können so gedeutet werden, daß ein Teil der ausgemessenen Knospen nicht auf das Licht reagiert hatte. Daher mußte mit zunehmender Entfernung der α_1-Wendung von 0° und mit abnehmender Entfernung der α_2-Wendung eine dem Verlauf des Aktionsspektrums folgende Streuungsdifferenz (σ_d, Abb. 10) auftreten.

8. Die Bewegungen der sphärischen Zellen bei der phototropischen Reaktion

Nach Schneider (1958a und b, 1959b) muß man annehmen, daß die Wanderungen der „sphärischen" Zellen in der Knospenkuppe für die phototropische Reaktion verantwortlich sind. Will man nur die *Stärke* der phototropischen Reaktion feststellen, so eignet sich dafür die oben verwandte Methode der Winkelmessung nach vielstündiger Dunkelheit wesentlich besser als die Registrierung der Zellwanderungen; die Winkelmessung liefert das Vielhundertfache an Einzelwerten in der gleichen Zeit. Fragt man jedoch nach dem *Verlauf* der Reaktion, so

muß man die Bewegungen der Zellplatte in der Knospenkuppe beobachten.

In Abb. 13 ist der Weg einer Zellplatte unter Lichteinfluß dargestellt (Ausmessung s. Abschnitt B, Methodik). Zur Auswertung bieten sich zwei Größen an:

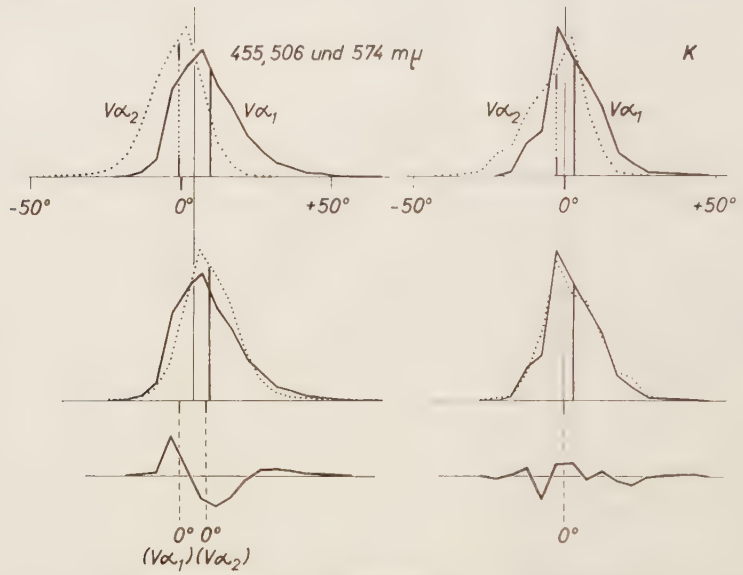


Abb. 12. Variationspolygone (V) von Meßwerten des Aktionsspektrums (Abb. 9). — Positives Vorzeichen: Wendung zum Licht in Winkelgraden. Linke Seite: phototropische Reaktion von etwa 5°. Rechte Seite: Kontrollversuch ohne Belichtung. — *Oben*, links: summierte Werte von 455, 506 und 574 mμ; Gesamtzahl der Einzelmessungen: 3012; rechts: Kontrollversuch (K); Gesamtzahl der Einzelmessungen: 925. $V_{\alpha 1}$ bzw. $V_{\alpha 2}$: flächengleiche, d.h. auf gleiche Anzahl von Meßwerten bezogene Variationspolygone der Zoidgruppen mit Rückseite bzw. Vorderseite zum Licht. — Dicke vertikale Linie: Mittelwerte der einzelnen Polygone. Dünne vertikale Linie: gemeinsamer Mittelwert beider Polygone. — *Mitte:* $V_{\alpha 2}$ ist um die dünne vertikale Linie spiegelbildlich über $V_{\alpha 1}$ gelegt. Mittelwerte der einzelnen Polygone decken sich; Nullwerte beider Polygone fallen links wegen unsymmetrischer Lage ihrer Mittelwerte zum Nullpunkt auseinander. — *Unten:* Differenzen der Polygone ($V_{\alpha 1} - V_{\alpha 2}$). Kontrollversuch (rechts): Polygone sind annähernd spiegelbildlich symmetrisch; phototropische Wendung (links): jede Kurve hat gegenüber der anderen eine Ausbuchtung bei 0°

1. Die der Lichteinfallsrichtung parallele Komponente der Wanderungsgeschwindigkeit (Abb. 14a; v_L: Weg in Mikron pro 10 Minuten).

2. Der Winkel zwischen Fortbewegungsrichtung und Lichteinfallsrichtung (Abb. 14b, W_L).

Den Zusammenhang beider Größen zeigt folgende Formel (v = absolute Wanderungsgeschwindigkeit der Zellen):

$$v_L = v \cdot \cos W_L .$$

In beiden Darstellungen läßt sich zwischen 30 und 45 min nach dem Wechsel der Lichtrichtung (von 0 auf 180°) deutlich die Umkehr der

Wanderungsrichtung erkennen. Zeitlich muß der *Umkehrpunkt*, d.h. der Schnittpunkt der Kurve mit der Nullachse (Abb. 14a) notwendigerweise mit dem Winkel 90° zusammenfallen (Abb. 14b, 37 min nach Lichtumkehr). Ein Fehler von ± 1 min entsteht nur dadurch, daß die Meßpunkte in beiden Darstellungen durch Geraden miteinander verbunden sind.

Dieser Umkehrpunkt läßt sich auf etwa ± 2 min genau festlegen; dabei schwanken die Werte für den in 10 min zurückgelegten Wert um $\pm 1\ \mu$, die Werte für die Richtung der Wanderung entsprechend um etwa $\pm 30°$, jedoch mehr, wenn der zurückgelegte Weg kürzer als 2 μ ist. Für drei Umkehrpunkte des viermal ausgemessenen Weges derselben Zellplatte wurden folgende Werte ermittelt:

1. Zeit der Umkehr 11., 12., 13., 14. Minute.
2. 32,5., 34., 34., 36,5. Minute.
3. 60,5., 61., 61,5., 64,5. Minute.

Neben dem Umkehrpunkt der 180°-Wendung können auch Anfang und Ende der Wendereaktion bestimmt werden. Sie lassen sich aus den differenzierten Kurven als deren Schnittpunkte mit der Abszisse ablesen (Abb. 14c). Anfangs- und Endpunkte der Wanderungsbeschleunigung $\left(\frac{\Delta v_L}{10\text{ min.}}\text{, volle Kreise}\right)$ müssen zeitlich nicht notwendigerweise mit den entsprechenden Punkten der Winkeländerung pro Zeit $\left(\frac{\Delta W_L}{10\text{ min.}}\text{, Kreise}\right)$ zusammenfallen, wie es im Gegensatz dazu oben bei den Umkehrpunkten zur fordern war. Durch die genannten Schnittpunkte ist die *Gesamtwendezeit* als ein Maß für die Reaktionsdauer festgelegt. Im

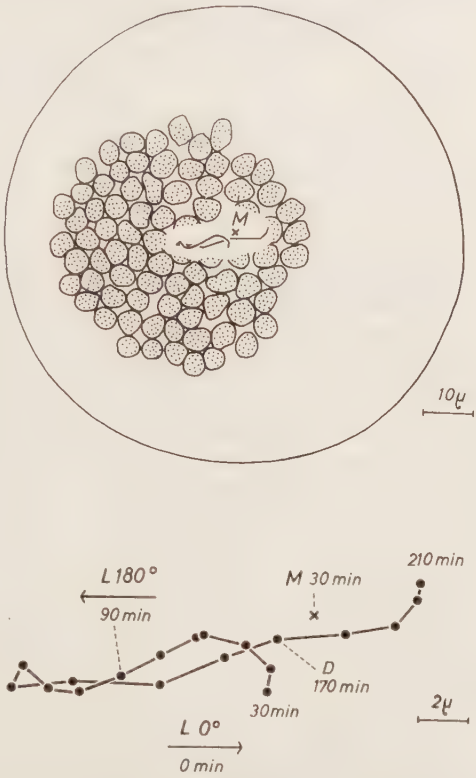


Abb. 13. Weg der sphärischen Zellen von *Bugula avicularia* unter Lichteinfluß, nach einer Serie von Mikrophotos. — *Oben:* halbschematische Aufsicht der Knospenkuppe (großer Kreis) mit Zellplatte zum Zeitpunkt 120 min. Eingezeichnete Schleife: Weg der Zellplatte. *Unten:* Weg vergrößert dargestellt. Zeitlicher Abstand zweier Punkte 10 min. — Licht kam zuerst von links (0°), nach 90 min von rechts (180°). Dunkel nach 170 min. *M* Mittelpunkt der Kuppe, 30 min nach Versuchsbeginn

Beispiel beträgt sie, nach der Winkeländerung (Kreise) zu urteilen, 27 min. Während das Ende der Wendereaktion hier 50 min nach der Lichtumkehr liegt, kommt es bei der Beschleunigungskurve (volle Kreise) um 6 min später; der Anfang ist dort nicht eindeutig zu bestimmen.

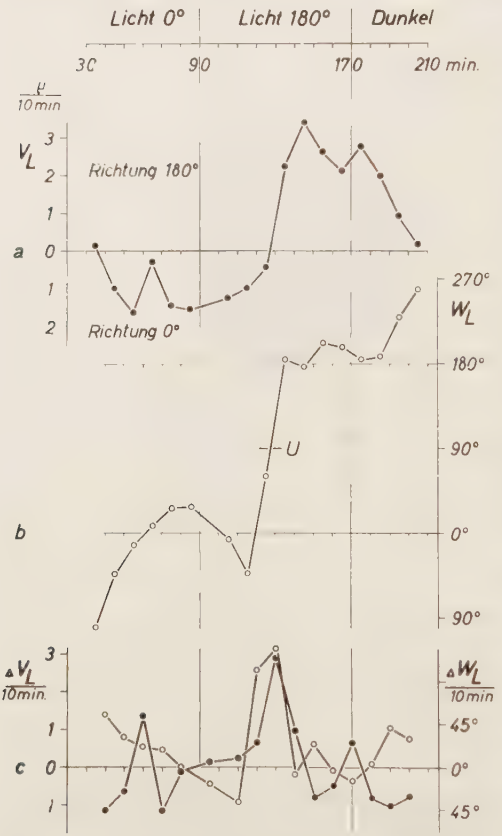


Abb. 14a—c. Auswertung des in Abb. 13 dargestellten Versuchs. — a Komponente der Wanderungsgeschwindigkeit parallel zur Lichtrichtung (v_L in μ pro 10 min). Die Abszisse trennt die Geschwindigkeitswerte der einander entgegengesetzten Wanderungsrichtungen. — b Winkel zwischen Fortbewegungs- und Lichteinfallsrichtung (W_L). *U* Umkehrpunkt. — c Volle Kreise: Beschleunigung der Wanderung in Lichtrichtung $\left(\frac{v_L}{10\text{ min}}\right)$; Kreise: Änderung der Fortbewegungsrichtung in Winkelgrad pro Zeit $\left(\frac{W_L}{10\text{ min}}\right)$

Neben der Gesamtwendezeit kann als ungefähres Maß für die Reaktionsdauer auch die *180°-Wendezeit* angesehen werden. Als 180°-Wendezeit wird diejenige Zeitspanne bezeichnet, die im Diagramm der Fortbewegungsrichtung zwischen den Schnittpunkten mit der 0°- und der 180°-Achse liegt; sie beträgt im Beispiel (Abb. 14b) 15 min.

Gesamtwendezeit und 180°-Wendezeit müssen durch Extrapolation ermittelt werden, wenn ein Schnittpunkt mit den entsprechenden Achsen fehlt. Da diese Zeiten aus je zwei Schnittpunkten bestimmt werden, enthält jeder Wert für eine Wendezeit einen größeren absoluten Fehler als ein Meßwert für den Umkehrpunkt.

Die Bestimmung der Wendezeiten aus den genannten Schnittpunkten müßte auch dann mit einer Ungenauigkeit verbunden sein, wenn die Meßpunkte fehlerfrei wären. Dies liegt daran, daß die Meßpunkte im Verhältnis zur Länge der Wendezeiten sehr weit auseinander liegen. Es läßt sich zeigen, daß die Gesamtwendezeit bei der hier verwendeten Auswertungsmethode immer einen zu großen Wert für die Reaktionsdauer liefern muß. Dasselbe gilt nicht im gleichen Ausmaß für die 180°-Wendezeit. Diese kann, wenn die gemessene Gesamtwendung mehr als 180° umfaßt, auch einen etwas zu geringen Wert für die Reaktionsdauer angeben.

Die wahre *Reaktionsdauer* liegt also mehr im Bereich der 180°-Wendezeit; an die ermittelte Gesamtwendezeit kann sie höchstens in Einzelfällen heranreichen, wenn starke Meßfehler vorhanden sind. Der *Reaktionszeit* kommen dementsprechend die Werte vom Reizbeginn bis zum Anfang der 180°-Wendezeit am nächsten (t_2 in Tabelle 2).

Drei verschiedene Reizsituationen wurden geboten:

1. 180°-Umkehr der Lichtrichtung.
2. Gerichteter Lichtreiz nach vorangehender Dunkelheit.
3. Dunkelheit nach vorangehendem, gerichtetem Lichtreiz.

Gereizt wurde mit weißem Licht der Beleuchtungsstärke $\log I = -3$ (s. Abb. 4).

In Abb. 15 ist die Antwort von sechs Zellplatten auf eine plötzliche Umkehr der Lichtrichtung dargestellt; die zugehörigen Auswertungsdaten finden sich in Tabelle 2. Während die zeitliche Schwankung des Umkehrpunktes (t_3, 17—37 min nach Reizbeginn) weit über den Fehler der Einzelmessung (± 2 min) hinausgeht, differieren Gesamtwendezeit (t_6, 16—27 min) und vor allem 180°-Wendezeit (t_7, 9—15 min) für die einzelnen Beobachtungen nur wenig (s. Abb. 15b). Mit der zeitlichen Lage des Umkehrpunktes schwankt auch die Reaktionszeit (t_2, 11 bis 30 min). Worauf die Variabilität der Reaktionszeit zurückgeht, ist unbekannt.

Anscheinend hat die Wanderungsrichtung zur Zeit des Lichtreizes keinen Einfluß auf die Länge der Reaktionszeit. Während die Reaktionszeit im einen Fall 7—11 min beträgt, ist eine andere Zellplatte zur gleichen Zeit zufällig auf dem „richtigen" Weg. Jedoch kehrt sie noch einmal ganz um, bevor sie erst 20—23 min nach dem Reiz ihre Wendereaktion beginnt.

Sowohl Winkel (Abb. 15a und b) wie auch Wanderungsgeschwindigkeit zum Licht (Abb. 15c) schwanken bei einzelnen Individuen stärker, als es durch Meßfehler zu erklären wäre. Nach der Wendereaktion scheinen diese Schwankungen geringer zu sein als vorher. Ob ein gemeinsames leichtes Überschwingen über die 180°-Linie am Ende der Reaktion bloß zufällig ist, läßt sich vorerst noch nicht entscheiden. Einige Zellplatten in Abb. 16a zeigen es nicht.

Abb. 16a zeigt die Reaktionen von Zellplatten, die nach mehrstündiger Dunkelheit seitlich beleuchtet wurden. Weder in der zeitlichen Lage des Umkehrpunktes noch in den Wendezeiten sind sicherbare Differenzen zu den Reaktionen auf Wechsel der Lichtrichtung (Abb. 15a) zu verzeichnen. Tabelle 3 und Abb. 16a geben für den Umkehrpunkt (t_3) etwa den gleichen Wert, für die 180°-Wendezeit (t_7) einen etwas höheren Wert als Tabelle 2.

Zwei von drei Zellplatten jedoch, die sich zufällig schon kurz vor der Belichtung der späteren Richtung (180°) zuwandten, überschreiten bereits nach etwa 10 min die 180°-Linie (Abb. 16a) und haben damit verhältnismäßig früh ihre Reaktionen beendet. Möglicherweise können also bei vorheriger Dunkelzeit kürzere Reaktionszeiten auftreten als bei einem Wechsel der Lichtrichtung (Abb. 15a).

Schaltet man nach mindestens einstündiger Belichtung das Licht aus (Abb. 16 b), so behalten die beobachteten Zellplatten ihre bisherige Richtung 9—24 min (t_1) bzw. 14 -30 min (t_2) bei (Tabelle 3, Abb. 16 b). Sie

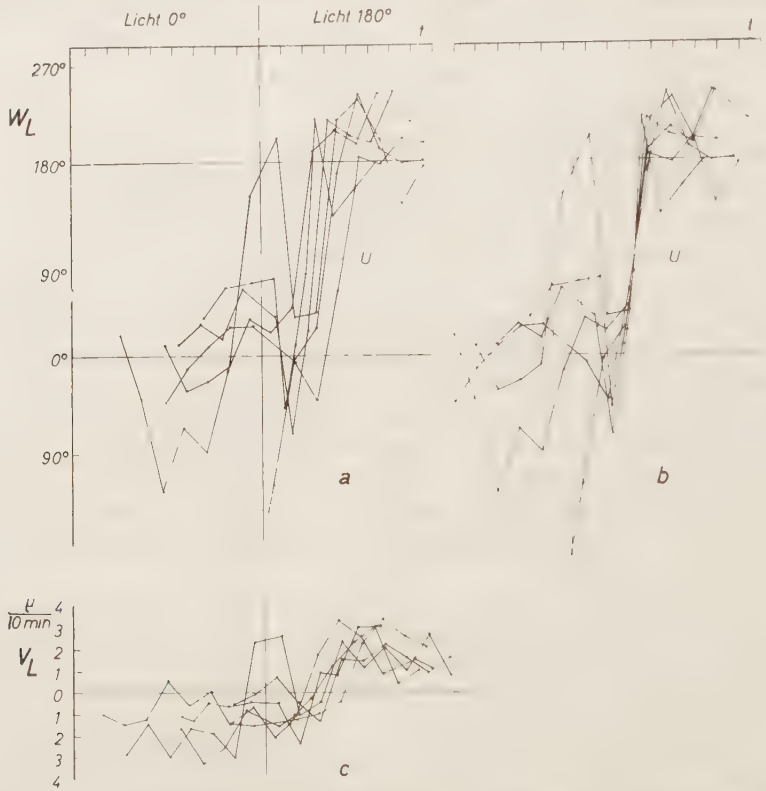


Abb. 15 a—c. Wendereaktion von 6 Zellplatten bei Änderung der Lichtrichtung um 180°. Nach Serien von Mikrophotos. — Lichtrichtung zuerst: 0°; nach dem senkrechten Strich: 180°. Abszisse: Abstand der Marken 10 min. Die gestrichelte Linie (a, b) bezeichnet den Zeitraum, in den die Umkehrpunkte (U) fielen. — a Winkel des von 10 zu 10 min ausgemessenen Weges zur Lichtrichtung (W_L). Meßfehler ± 30°. — b Kurven von a am Umkehrpunkt übereinandergelegt, ein senkrechter Strich bezeichnet für jede Kurve den Zeitpunkt des Reizes. — c Lichtrichtungsparallele Komponente der Wanderungsgeschwindigkeit (V_L). Meßfehler ± 1 μ

verlassen also ihre alte Wanderungsrichtung etwa zur gleichen Zeit wie bei Umkehr der Lichtrichtung (Tabelle 2, t_1 bzw. t_2). Bei den anschließenden Richtungsänderungen im Dunkeln treten ähnliche 180°-Wendezeiten auf wie in den Versuchen mit Lichtreizen (Tabelle 3, Abb. 16 b, t_7).

In völliger Dunkelheit schwankt die Wanderungsrichtung meist stark nach allen Seiten, die Zellplatten können sich aber auch längere Zeit in der gleichen Richtung bewegen. In einem Fall wanderte eine Zellplatte nach einer Belichtung noch etwa 20 min in der alten Richtung, blieb etwa 30 min am gleichen Ort und verschob sich dann 50 min lang in der der vorigen entgegengesetzten Richtung.

Die Registrierung der Zellplattenbewegungen bei der phototropischen Reaktion liefert zusammengefaßt folgende Ergebnisse: Bei einer 180°-Umkehr der Lichtrichtung wie auch bei einem Lichtreiz nach voran-

Tabelle 2. *Meßwerte aus den in Abb. 15a dargestellten Registrierungen*

Wendereaktionen von 6 Zellplatten. Zeitpunkte t_1—t_5 in Minuten nach Wechsel der Lichtrichtung.

Anfang (= Reaktionszeit)		Umkehrpunkt	Ende		Gesamtwendezeit (= Reaktionsdauer)	180°-Wendezeit
t_1	t_2	t_3	t_4	t_5	$t_5 - t_1$	$t_4 - t_2$
22	30	37	45	49	27	15
20	23	27	33	42	22	10
20	23	29	36	45	25	13
7	11	17	23	32	25	12
13	19	25	29	33	20	10
11	15	21	24	27	16	9
Mittelwerte						
15,5	20	26	31,5	38	22,5	11,5
Differenz zu den beobachteten Extremwerten						
−8,5	− 9	− 9	− 8,5	−11	−6,5	−2,5
+6,5	+10	+11	+13,5	+11	+4,5	+3,5

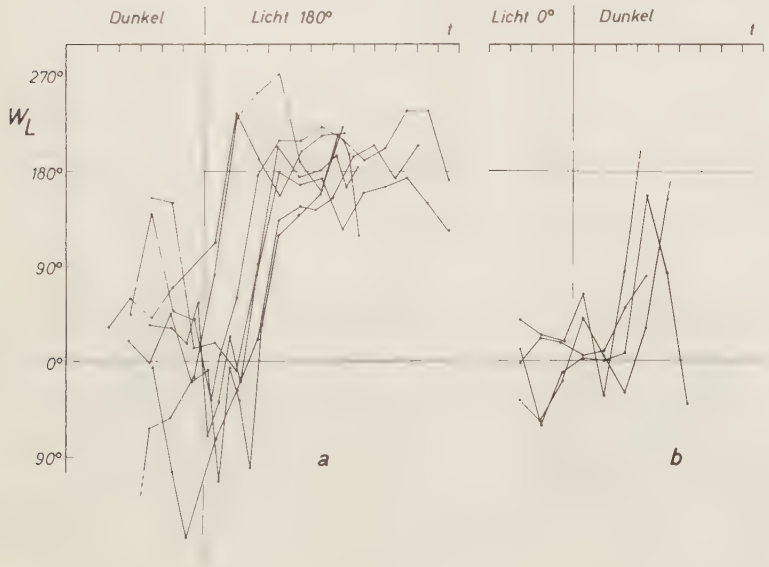


Abb. 16a u. b. Reaktionen von Zellplatten auf Einschalten (a) und Ausschalten (b) eines seitlichen Lichtes. Nach Serien von Mikrophotos. — Ordinate: Richtung der Wanderung (W_L); Abszisse: Abstand der Marken jeweils 10 min. — a 7 Zellplatten. Mehrstündige Dunkelzeit, danach Lichtrichtung bei 180°. — b 4 Zellplatten. Mindestens eine Stunde Licht bei 0°, danach völlige Dunkelheit

Tabelle 3. *Meßwerte aus den in Abb. 16a und b dargestellten Registrierungen*

Wendungen von 7 Zellplatten (a) und 4 Zellplatten (b). Zeitpunkte $t_1 - t_5$ in Minuten nach Einschalten (a) und Ausschalten (b) des Lichtes.

	Anfang (= Reaktionszeit)		Umkehrpunkt	Ende		Gesamtwendezeit (= Reaktionsdauer)	180°-Wendezeit (= Reaktionsdauer)
	t_1	t_2	t_3	t_4	t_5	$t_6 = t_5 - t_1$	$t_7 = t_4 - t_2$
Abb. 16a	(R*)	(5)	(−5)	17	10	(17-R)	(−)
	(R)	(5)	(+5)	17	12	(17-R)	(−)
	4	7	17,5	38	25	34	18
	15	18	25	38	32	23	14
	13	16	25	38	34	25	18
	15	21	31	47	39	32	18
	19	26	32	42	41	23	15
Mittelwerte der nichteingeklammerten Werte							
	13	17,5	26	34	27,5	27,5	16,5
Differenz zu den beobachteten Extremwerten							
	−9	−11,5	−8,5	−17	−17,5	−4,5	−2,5
	+6	+8,5	+6	+13	+13,5	+6,5	+1,5
Abb. 16b	15	18	25	—	—	—	13
	20	24	30,5	—	—	—	13
	9	14	37	—	—	—	(25 für 90°)
	24	30	—	—	—	—	17
Mittelwerte							
	17	21,5	33	—	—	—	
Differenz zu den beobachteten Extremwerten							
	−8	−7,5	−8				
	+7	+8,5	+6,5				

* R = nicht feststellbare Reaktionszeit.

gehender Dunkelheit liegen die gemessenen *Reaktionszeiten* der Bewegungsreaktion zwischen 7 und 30 min (Tabelle 2 und 3: t_1 und t_2).

Während die Reaktionszeit eine starke Variabilität zeigt, schwankt die *Reaktionsdauer* nur im Bereich der Fehlergrenzen der Meßmethode. Die der Reaktionsdauer am nächsten kommende 180°-Wendezeit beträgt bei einem Wechsel der Lichtrichtung 9—15 min (Tabelle 2: t_7) und bei einem Lichtreiz nach vorheriger Dunkelheit 14—18 min (Tabelle 3, Abb. 16a: t_7), wobei dieser Unterschied nicht als signifikant angesehen werden kann. Auch im Dunkeln können Wendungen um 180° in ähnlichen Zeiträumen vor sich gehen (Tabelle 3, Abb. 16b: t_7).

Nach dem Ende eines Lichtreizes von mindestens 1 Std Dauer wandern die Zellen 14—30 min in der bisherigen Richtung weiter (Tabelle 3, Abb. 16b: t_2).

9. *Die Pulsationsbewegungen der Zellplatte*

Zeitrafferaufnahmen von SCHNEIDER (1958b) zeigen, daß die Bewegungen der sphärischen Zellen aus mehreren Komponenten zusammengesetzt sind:

1. Bei seitlich einfallendem Licht bewegt sich die ganze Zellplatte des Zoids zu der dem Licht zugewandten Seite der Knospenkuppe (Abschnitt C, 8).

2. Die gesamte Zellplatte vollführt Pulsationen: Gleichzeitig entfernen sich alle Zellen voneinander, darauf rükken sie wieder zusammen.

3. Die einzelne Zelle von etwa 5 μ Durchmesser läuft unregelmäßige Zickzackwege, wobei sie ihre Lage zu den Nachbarzellen verändert.

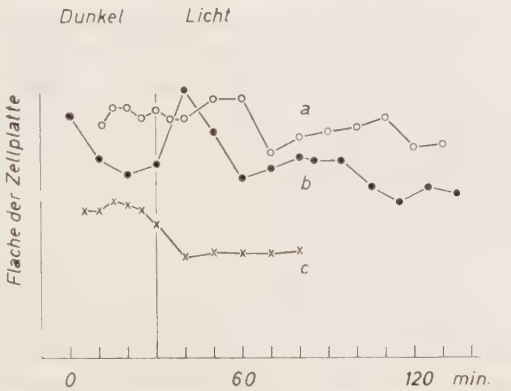


Abb. 17. Pulsationsbewegungen der Zellplatte von *Bugula avicularia*. – Ausmessung dreier von SCHNEIDER (1958b) gefilmter Zoidknospen. Alle 5 oder 10 min wurde die von einer unten angegebenen Anzahl sphärischer Zellen bedeckte Fläche planimetrisch bestimmt. Ordinate: Fläche jeder Zellplatte in Relativwerten. Abszisse: Abstand der Marken 10 min. – Bis 30 min Dunkelheit, ab 30 min seitliches Licht. Anzahl der ausgemessenen Zellen: *a* 51, *b* 55, *c* 18. Ungefähre Gesamtzellzahl: *a* 70, *b* 90, *c* 50

Abb. 17 zeigt drei Beispiele besonders deutlicher Pulsation. Nach der Expansion kann sich die von den sphärischen Zellen bedeckte Fläche in rund 20 min auf zwei Drittel verringern und ebenso schnell wieder

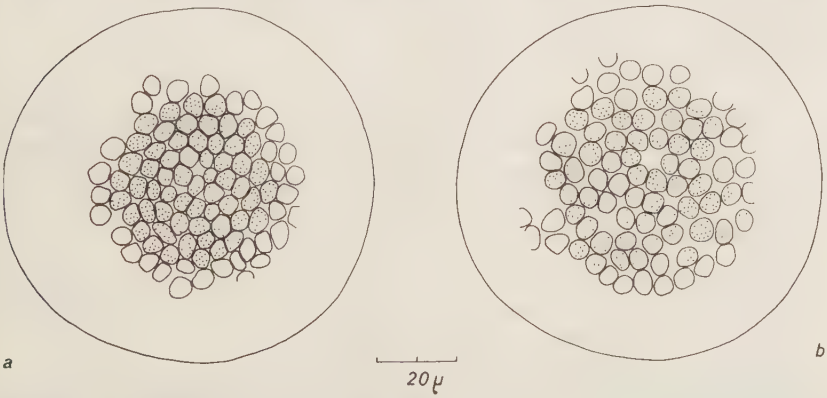


Abb. 18a u. b. Ansicht einer Zellplatte von *Bugula avicularia* in extremen Pulsationsphasen. – Zellplatte von Abb. 17b bei 30 min (a) und bei 40 min (b). Nach Mikrophotos gezeichnet. – In beiden Teilbildern wurden gleichviele Zellen punktiert

vergrößern. Dabei bewegt sich eine Randzelle maximal mit einer Geschwindigkeit von rund 20 μ pro Stunde. Ein Zusammenhang der Pulsationsbewegungen mit den phototropischen Reaktionen ist aus den vorliegenden Registrierungen nicht zu entnehmen.

In der Expansionsphase können die Zellen ihren Kontakt zueinander verlieren. Wenn sie zusammenrücken, platten sie sich gegenseitig ab (Abb. 18). Besonders stark ist die Abplattung im inneren Bereich der Zellplatte; dort verringert sich außerdem auch die Kontaktfläche der einzelnen Zelle zur Cuticula. Wahrscheinlich streckt sich die Zelle dabei senkrecht zur Bildebene, wie man aus Seitenansichten von Knospen ersehen kann (SCHNEIDER 1959b, Abb. 8).

10. Zellbewegungen und Wachstum

Bisher wurden die Zellwanderungen als Verschiebungen gegen den gedachten Scheitelpunkt der Knospenkuppe betrachtet. Damit ist aber erst wenig über die Relativbewegung der einzelnen Zelle gegen die Cuticula gesagt. Nach SCHNEIDER (1959b) ist es sehr wahrscheinlich, daß allein am Ort der Zellplatte neue Wandsubstanz in die Knospencuticula eingelagert wird. Die plastisch und elastisch verformbare Kuppelwand wird durch Turgorkräfte gedehnt, so daß das von den sphärischen Zellen produzierte Material zwangsläufig aus dem Zellplattenbereich „abfließt".

Die *Plastizität* der Kuppelwand zeigt sich, wenn man sie mehrere Minuten mit einem 1 μ dicken Glasstab eindrückt. Dabei entsteht ein tiefer Krater, der nach einiger Zeit wieder verschwindet. Um *elastische* Eigenschaften nachzuweisen, kann man eine Knospe in das Ende einer Glasröhre hineinwachsen lassen, deren Lumen sie gerade ausfüllt. Erzeugt man am anderen Ende der Röhre einen Unterdruck, so dehnt sich die Kuppel deutlich. Diese Dehnung ist reversibel und kann in wenigen Sekunden mehrmals wiederholt werden. Ein innerer *Turgor* ist nach Beobachtungen in hyper- und hypotonischem Seewasser wahrscheinlich. Außerdem schwellen Gewebsteile von ausgequetschten Knospen bei normaler Seewasserdichte stark an.

Stellt man sich vor, daß jede sphärische Zelle Baustoffe abgibt, so muß das im Mittelbereich der Zellplatte produzierte Material infolge der Wanddehnung über weiter außen liegende Zellen hinwegfließen. Mit anderen Worten: Die Zellen verschieben sich zentripetal gegen die Cuticula, während sie ihre Lage zum gedachten Scheitelpunkt der Knospe beibehalten.

Die Geschwindigkeit der Relativbewegung (v_R) der Zellen gegen die Cuticula wird im folgenden für eine in einer Ebene liegende Zellplatte berechnet, die die Form einer Kreisscheibe hat.

Gesucht ist v_R für einen Punkt P_i innerhalb der Zellplatte, der einen Abstand r_i vom Mittelpunkt der Zellplatte hat. Für alle Punkte im Abstand r_i ergibt sich v_R aus folgender Überlegung: Eine Fläche ΔF_i, die in der Zeiteinheit t von der

Fläche F_i ($=\pi r_i^2$) produziert wird, verschiebt sich in der gleichen Zeit zentrifugal über den Umfang $U_i (=2\pi r_i)$. Daraus folgt die Beziehung:

$$v_R = \frac{\Delta F_i}{t \cdot U_i} \tag{1}$$

ΔF_i läßt sich auch als Vielfaches (a) der produzierenden Fläche F_i ausdrücken:

$$v_R = \frac{a \cdot F_i}{t \cdot U_i} \tag{2}$$

bzw.

$$v_R = \frac{a \cdot \pi r_i^2}{t \cdot 2\pi r_i}$$

$$v_R = \frac{a \cdot r_i}{t \cdot 2}. \tag{3}$$

Die von der ganzen Zellplatte mit der Fläche F_Z produzierte Fläche $a \cdot F_Z$ ist gleich dem Umfang der Knospe U_K multipliziert mit der Knospenverlängerung l:

$$a \cdot F_Z = l \cdot U_K. \tag{4}$$

Die hier für jeden Zellplattenbereich als gleich angenommene Produktionszahl a ist also:

$$a = \frac{l \cdot U_K}{F_Z} \tag{5}$$

und kann in Gl.(3) eingesetzt werden:

$$v_R = \frac{l \cdot U_K \cdot r_i}{t \cdot 2 \cdot F_Z}. \tag{6}$$

Diese Gleichung vereinfacht sich zu:

$$v_R = \frac{l \cdot r_K \cdot r_i}{t \cdot r_Z^2} \tag{7}$$

(r_K = Radius der Knospe, r_Z = Radius der Zellplatte)

Die Relativgeschwindigkeit v_R der Zellen gegen die Cuticula läßt sich also nach Formel (7) berechnen.

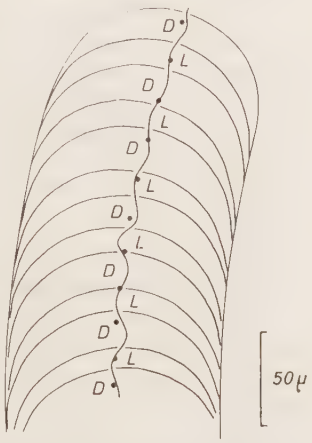


Abb. 19. *Bugula avicularia*. Wachstum einer ancestruloiden Knospe und Bewegungen der Zellplatte. Nach einer Filmaufnahme von SCHNEIDER (1958b). Die Knospe wurde mehrfach von rechts belichtet. Zum Zeitpunkt des Wechsels zwischen Belichtungsphase (L) und Dunkelphase (D) ist jeweils der Rand der Knospenkuppe eingezeichnet. Punkte bezeichnen die Lage des Knospenscheitels in Abständen von je einer Stunde. – Die geschlängelte Linie gibt etwa die Bewegungen der Zellplatte wieder. Sie wurde durch mehrfaches Nachzeichnen bei vor- und rückwärtslaufendem Film gewonnen. Ein deutliches „Zurückschwingen" während der Dunkelphasen ist bisher nicht zu erklären

Abb. 19 zeigt eine ancestruloide Knospe aus einer Filmaufnahme von SCHNEIDER (1958b), die sich bei einem Durchmesser $2r_K = 110\,\mu$ um etwa $l = 20\,\mu$ in einer Stunde verlängert. Nimmt man den in der Seitenansicht nicht genau feststellbaren Durchmesser der Zellplatte zu $2r_Z = 70\,\mu$ an, so errechnet sich die Produktionszahl a für die Zeit von einer Stunde nach Gl.(5):

$$a = \frac{20\,\mu \cdot \pi \cdot 110\mu}{\pi \cdot (35\mu)^2} = \frac{2200}{1225} = 1{,}8.$$

In einer Stunde wird also fast die doppelte Zellplattenfläche produziert. Setzt man den errechneten Wert von a in Gl.(3) ein, so ergibt sich die

Relativgeschwindigkeit v_R der Zellen gegen die Cuticula für einen Punkt der Zellplatte zu

$$v_R = \frac{1{,}8 \cdot r_i}{\text{Std} \cdot 2} = 0{,}9 \frac{r_i}{\text{Std}}.$$

Für eine Randzelle im Abstand $r_i = 35\,\mu$ vom Mittelpunkt der Zellplatte beträgt v_R demnach $32\,\mu$ pro Stunde, d.h. das Sechsfache ihres Durchmessers pro Stunde. Die mittlere Geschwindigkeit aller Zellen läßt sich zu $^2/_3\, v_R$ der Randzellen berechnen, beträgt also etwa $22\,\mu$ pro Stunde.

Bei der hier ausgewerteten Filmaufnahme (Abb. 19) läßt sich an derselben Knospe auch die Geschwindigkeit der Zellwanderung zum Licht zu maximal $20\,\mu$ pro Stunde bestimmen: Der Weg der Zellplatte ist auf Abb. 19 maximal um etwa 45° gegen die Knospenlängsachse geneigt, während die Wachstumsgeschwindigkeit der Knospe etwa $20\,\mu$ pro Stunde beträgt. Die Zellplatte in Abb. 13 legte in einer Stunde (von links nach rechts wandernd) etwa $16\,\mu$ zurück.

Die mittlere Geschwindigkeit der Relativbewegung der Zellen gegen die Cuticula während der Sekretion von Wandmaterial ist also etwa ebenso groß wie die Geschwindigkeit der Zellen bei der lichtgerichteten Wanderung.

D. Diskussion

1. Die prinzipiellen Möglichkeiten zur Ermittlung der Lichtrichtung

Eine lichtgerichtete Reaktion setzt die Information über die Einfallsrichtung des Lichtes voraus. Am Anfang einer Analyse des Phototropismus steht daher die Frage, auf welche Weise das phototropisch reagierende System diese Information erhält. Die Beantwortung dieser Frage ist für die Deutung des phototropischen Verhaltens bei verschiedenen Reizbedingungen notwendig und für eine Aufklärung des Reaktionsmechanismus unerläßlich.

Die Grundprinzipien der Richtungswahrnehmung, hier am Beispiel der Orientierung zum Licht ausgeführt, ergeben sich aus der Richtungsempfindlichkeit und der Anzahl der Rezeptoren (vgl. dazu auch BURKHARDT 1960, 1961). Als Photorezeptor soll hier ein Meßinstrument bezeichnet werden, das die Lichtintensität anzeigt. Mit Hilfe eines reizleitenden und reizverformenden Apparates kann der Lichtzutritt zu diesem Rezeptor in bestimmten Richtungen eingeschränkt oder erhöht werden. Die Richtungsempfindlichkeit des Rezeptors läßt sich in einem Richtungsdiagramm darstellen. In der damit beschriebenen „Richtcharakteristik" der Rezeptoren sind drei prinzipiell verschiedene Typen zu unterscheiden, die in Tabelle 4, a – c in der Projektion auf eine Ebene schematisiert dargestellt sind.

1. Das Richtungsdiagramm der Empfindlichkeit eines Rezeptors kann eine zwei- oder mehrzählige Dreh- oder Symmetrieachse besitzen, d.h. bei einer vollen Drehung um eine senkrecht zur Fläche des Diagramms durch seinen Mittelpunkt gehenden Achse zwei oder mehrere Male mit sich selbst zur Deckung kommen. In diesem Sinne hat eine 8 eine zweizählige, ein Kreis (Tabelle 4, a) eine unendlichzählige Drehachse. Bei einem solchen Diagramm ist der Rezeptor von zwei oder mehreren Seiten in gleicher Weise dem Licht zugänglich; diese Art der Richtcharakteristik soll daher als „gleichseitige" Richtcharakteristik bezeichnet werden.

2. Fehlt dem Richtungsdiagramm eine zwei- oder mehrzählige Symmetrieachse, so kann der Rezeptor ebenfalls von mehreren Seiten dem Licht zugänglich sein, jedoch ist der Lichtzutritt auf einer Seite begünstigt; auf dieser Seite liegt also eine ausgezeichnete Vorzugsrichtung der Empfindlichkeit. Hier soll daher von einer „ungleichseitigen" Richtcharakteristik gesprochen werden. Eine solche Richtcharakteristik ist in Tabelle 4, b durch einen exzentrisch zum Mittelpunkt des Richtungsdiagramms liegenden Kreis versinnbildlicht. Bei einer vollen Drehung um den Mittelpunkt des Diagramms deckt sich dieses in nur einer Stellung mit sich selbst. Daher gehört es, obwohl es zwei spiegelbildlich symmetrische Hälften (oben und unten) hat, zum Typ der ungleichseitigen Richtcharakteristik.

3. Im Extremfall der ungleichseitigen Richtcharakteristik wird der Rezeptor nur noch von einer Seite vom Licht getroffen, d.h. in der Ebene aus einem Winkel von weniger als 180°. Neben die ungleichseitige Charakteristik soll daher als dritter Typ die „einseitige" Richtcharakteristik gestellt werden (Tabelle 4, c).

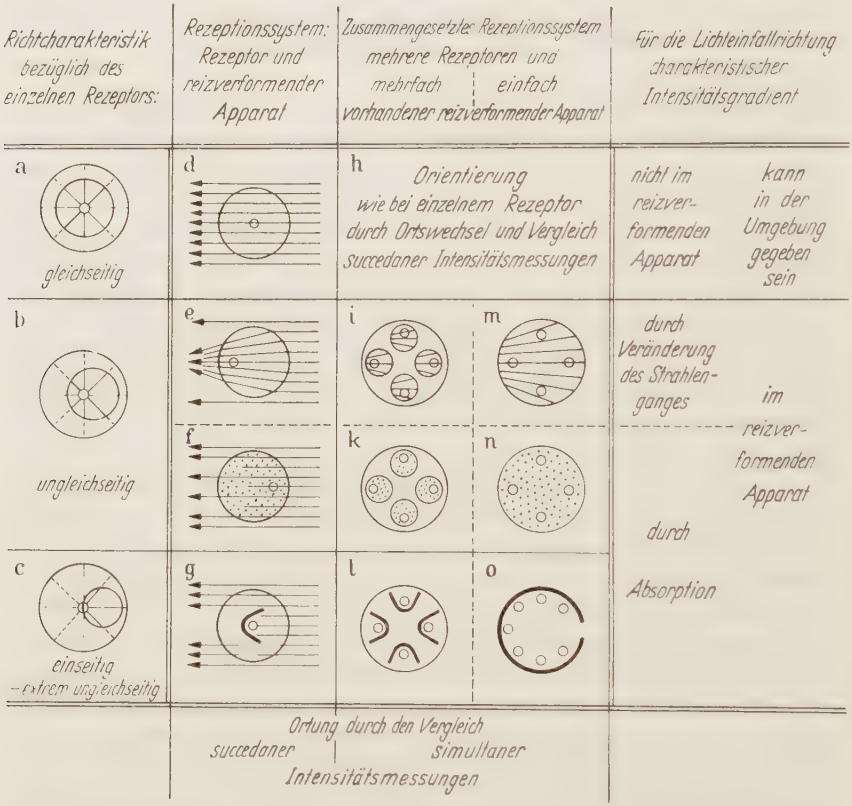
Je nach dem Typ der Richtcharakteristik und nach der Anzahl der Rezeptoren sind die Methoden der Ortung verschieden.

Steht nur *ein* Rezeptor mit einer *gleichseitigen* Charakteristik zur Verfügung, so kann in einem parallelen, homogenen Lichtfeld die Einfallsrichtung nicht festgestellt werden. Bei einem Richtungsdiagramm mit z.B. zweizähliger Drehachse würde der Rezeptor während einer vollen Drehung um 360° bei jeder Halbdrehung von 180° das gleiche zeitliche Intensitätsmuster erhalten, so daß eine Unterscheidung zwischen der Lichteinfallsrichtung und ihrer Gegenrichtung nicht möglich wäre. Wenn jedoch in einem parallelen Lichtfeld Intensitätsdifferenzen auftreten, d.h. absorbierende Medien vorhanden sind, ist die Orientierung mit Hilfe eines solchen Rezeptors möglich. Der Rezeptor muß dabei allerdings seinen Ort z.B. in einem räumlichen Intensitätsgefälle verändern und zeitlich nacheinander Intensitätsmessungen vornehmen. Durch den Vergleich *succedaner* Intensitätsmessungen läßt sich die Einfallsrichtung des Lichtes ermitteln. Nach derselben Methode kann auch bei allseitigem Lichteinfall eine gerichtete Reaktion z.B. in Richtung des hellsten Lichtes zustande kommen.

Ist die Möglichkeit eines Ortswechsels nicht gegeben, so muß der Rezeptor eine *ungleichseitige* oder *einseitige* Richtcharakteristik besitzen. Der Rezeptor wird dazu mit einem reizleitenden und reizverformenden Apparat versehen, der

durch Absorption oder durch Veränderung des Strahlengangs (Linsenwirkung) für einen von verschiedenen Seiten unterschiedlichen Lichtzutritt sorgt (Tabelle 4, e—g). Hiermit werden die oben in der Umgebung des ortsveränderlichen Rezeptors benötigten Intensitätsdifferenzen gleichsam in eine feste Lage zum Rezeptor gebracht. Eine derartige Verbindung von Rezeptor und reizleitendem Apparat ist als *Rezeptionssystem* zu bezeichnen.

Tabelle 4. *Prinzipielle Methoden zur Ortung einer Lichtquelle*



Symbole: Ein kleiner Kreis stellt einen Rezeptor oder eine Gruppe von gleichstark beleuchteten Rezeptoren dar. In den Diagrammen der Richtcharakteristik wird die Empfindlichkeit in bestimmten Richtungen von den durchgezogenen Radien angegeben. Bei den Rezeptionssystemen wird eine stärker lichtbrechende Struktur durch ein konvergierendes Strahlenbündel, ein absorbierendes Medium durch Punktierung und ein extrem stark absorbierender Pigmentschirm durch hohe Strichdicke symbolisiert. — Die Ortung geschieht bei gleichseitiger Richtcharakteristik durch Ortswechsel, wenn in der Umgebung ein für die Lichteinfallsrichtung charakteristischer Intensitätsgradient besteht. Ein Rezeptionssystem mit ungleichseitiger oder einseitiger Richtcharakteristik kann die Lichtrichtung ohne Ortswechsel ermitteln, wenn es drehbar ist. Ein zusammengesetztes Rezeptionssystem kann eine Lichtquelle ohne Ortswechsel und Drehung orten.

Wird nun ein solches System am Ort gedreht, so können ähnlich wie bei einer Ortsveränderung *succedane* Intensitätsmessungen miteinander verglichen werden, um die Einfallsrichtung zu ermitteln. Besonders leistungsfähig ist ein System mit einseitiger, also extrem ungleichseitiger Richtcharakteristik, wie es im Tierreich z.B. durch den Pigmentbecherocellus verwirklicht ist.

Fehlt auch die Möglichkeit, das Rezeptionssystem zu drehen, so läßt sich die Lichteinfallsrichtung nur ermitteln, wenn *mehrere*[1] Rezeptionssysteme zur Verfügung stehen. Dabei müssen die Vorzugsrichtungen der einzelnen Rezeptionssysteme in verschiedene Richtungen des Raumes weisen. Ein solches, aus mehreren Rezeptionssystemen mit ungleichseitiger oder einseitiger Richtcharakteristik bestehendes System soll als „zusammengesetztes" Rezeptionssystem bezeichnet werden.

Ein „zusammengesetztes" Rezeptionssystem kann aus mehreren reizleitenden Apparaten mit je einem oder mehreren zugeordneten Rezeptoren aufgebaut sein (Tabelle 4, i—l). Zur Vollkommenheit ist dieses Kombinationsprinzip im Komplexauge vieler Tiere entwickelt (Tabelle 4, l). Als Bauelemente dienen hier Rezeptionssysteme mit einseitiger Richtcharakteristik.

Ein anderes Kombinationsprinzip besteht darin, daß mehrere Rezeptoren einem gemeinsamen reizleitenden Apparat zugeordnet werden (Tabelle 4, m—o). Jeder Rezeptor bildet mit dem reizleitenden Apparat ein ungleichseitiges oder einseitiges Rezeptionssystem. Als Beispiel kann hier das Kameraauge genannt werden (Tabelle 4, o).

Mit der Anzahl der kombinierten Rezeptionssysteme und dem Grad der Ungleichseitigkeit ihrer Richtungsdiagramme steigt das Auflösungsvermögen des zusammengesetzten Systems für verschiedene simultan gebotene Lichtrichtungen. Werden *viele* Rezeptionssysteme mit *einseitiger* Richtcharakteristik kombiniert, die überdies *geringe* Öffnungswinkel, d.h. stark ausgeprägte Vorzugsrichtungen besitzen, so spricht man von einem hochentwickelten „räumlichen" Auflösungsvermögen oder einer „Abbildung". Zu einer so definierten Abbildung kommt es beim Komplexauge und beim Kameraauge.

Auch für *Bugula* ist ein zusammengesetztes Rezeptionssystem zu fordern. Da Ortswechsel und Drehbarkeit von Rezeptionssystemen hier auszuschließen sind, müssen also in der Knospe mehrere Rezeptionssysteme mit ungleichseitiger oder einseitiger Richtcharakteristik vorhanden sein.

Wie läßt sich mit Hilfe eines zusammengesetzten Rezeptionssystems die Lichtrichtung ermitteln? Innerhalb des Systems wird durch den Mechanismus der Reizverformung ein für die Einfallsrichtung des Lichtes charakteristisches, räumliches Intensitätsmuster erzeugt, das durch die Rezeptoren in ein entsprechendes Erregungsmuster transformiert wird. Die Information über die Lichteinfallsrichtung resultiert demnach aus dem Vergleich *simultaner* Intensitätsmessungen von mehreren Rezeptoren.

[1] In einem zweidimensionalen System werden mindestens drei Rezeptionssysteme gebraucht. Zwei Rezeptionssysteme würden hier nur dann ausreichen, wenn das Richtungsdiagramm eines Rezeptors einen unstetigen Verlauf hätte.

Durch die Drehbarkeit eines einzelnen Rezeptionssystems oder durch die Kombination mehrerer, fester Rezeptionssysteme mit verschiedenen Vorzugsrichtungen wird die Erregung eines Rezeptors zu einer vektoriellen Größe: Beim drehbaren Rezeptionssystem müssen zu diesem Zweck die (succedanen) Meldungen bei verschiedenen Stellungen, beim zusammengesetzten Rezeptionssystem die (simultanen) Meldungen der verschieden gerichteten Rezeptoren unterschieden werden. Durch eine Verrechnung der vektoriellen Größen kann dann die Lichteinfallsrichtung bestimmt werden.

Bei der Ortung einer Lichtquelle sind also allgemein mehrere, succedan oder simultan gewonnene Intensitätsmessungen zu vergleichen. Die Leistung eines Rezeptionssystems bei der Ermittlung der Lichtrichtung ist daher nicht nur von den physikalischen Abbildungseigenschaften des Systems abhängig, sondern wird durch die Unterschiedsempfindlichkeit der Rezeptoren für verschiedene Lichtintensitäten mitbestimmt. Die Unterschiedsempfindlichkeit der Rezeptoren ist jedoch aufs Engste mit der Intensitätsabhängigkeit ihrer Erregung verknüpft. Demzufolge ist die Leistung bei der Ortung einer Lichtquelle oder im weitesten Sinn die Abbildungsfähigkeit eines Rezeptionssystems von der Lichtintensität abhängig.

Die Leistung eines Rezeptionssystems bei der Ermittlung der Lichtrichtung kann in der Stärke einer lichtgerichteten Reaktion zum Ausdruck kommen, die daher wiederum von der Lichtintensität abhängig sein muß.

Die phototropische Reaktion von *Bugula* zeigt eine charakteristische Intensitätsabhängigkeit. Hier stellt sich also die Frage, wie bei einem zusammengesetzten Rezeptionssystem die Intensitätsabhängigkeit der Rezeptorenerregung mit derjenigen der lichtgerichteten Reaktion zusammenhängt. Dieser Zusammenhang wird entscheidend durch die Art der Richtcharakteristik und durch die Beleuchtungsverhältnisse bestimmt.

Ist ein zusammengesetztes System aus Rezeptionssystemen mit *ungleichseitiger* Richtcharakteristik aufgebaut, so werden immer sämtliche Rezeptoren des Systems gleichzeitig (jedoch unterschiedlich stark) vom Licht getroffen. Die Größe der lichtgerichteten Reaktion ist damit nicht direkt von der Erregung der Rezeptoren, sondern vom Ausmaß der im System auftretenden Erregungs*differenzen* abhängig.

Dasselbe gilt, wenn Rezeptionssysteme mit *einseitiger* Richtcharakteristik als Bauelemente dienen – jedoch nur dann, wenn allseitig Licht einfällt. Bei einseitigem Lichteinfall werden dagegen nur einige, nämlich die dem Licht zugewandten Rezeptoren vom Licht getroffen, die übrigen Rezeptoren bleiben unerregt. In diesem Fall sind die Erregungsdifferenzen im ganzen System gleich groß wie die Erregung der

gereizten Rezeptoren. Die Größe der gerichteten Reaktion ist hier also von der Größe der *Erregung* der Rezeptoren abhängig.

Erregungsdifferenzen und Erregung müssen notwendigerweise, wie unten ausgeführt wird, eine unterschiedliche Intensitätsabhängigkeit zeigen. Daher muß die Art der Richtcharakteristik bekannt sein, wenn man von der Stärke einer lichtgerichteten Reaktion auf die Erregung der Rezeptoren schließen will. Andererseits kann man auch bei einer geeigneten Versuchsanordnung aus der Intensitätsabhängigkeit einer lichtgerichteten Reaktion auf die Art der Richtcharakteristik schließen. Beide Wege werden für *Bugula* beschritten.

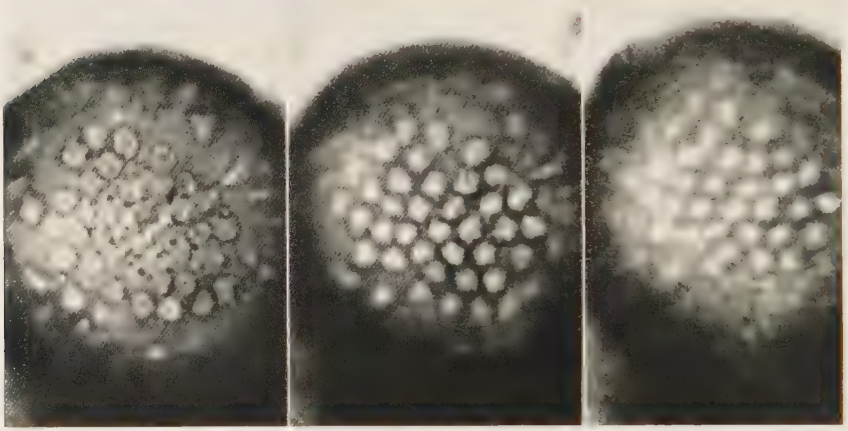
2. Der Orientierungsmechanismus von Bugula

Nach Schneider (1959b) wird die phototropische Reaktion der *Bugula*-Zoide durch eine phototaktische Wanderung der apikalen Zellplatte zur belichteten Seite der Knospenkuppe eingeleitet. Da die sphärischen Zellen nicht fest miteinander verbunden sind und einzelne Zellen mitunter ohne Kontakt zu ihren Nachbarzellen wandern, darf man annehmen, daß die *einzelne* sphärische Zelle die Lichtrichtung ermitteln und mit einer gerichteten Bewegungsreaktion antworten kann. Eine solche Zelle muß also ein Rezeptionssystem besitzen, mit dessen Hilfe sie die Lichteinfallsrichtung bestimmen kann.

Da die Zellen sich nur sehr langsam fortbewegen und auch niemals Drehungen erkennen lassen, scheidet eine Lichtortung nach der Methode des Ortswechsels oder der Drehung von Rezeptionssystemen aus. Die sphärische Zelle hat demnach ein *zusammengesetztes Rezeptionssystem*, das aus mehreren Rezeptoren mit ungleichseitiger oder einseitiger Richtcharakteristik besteht. Die Frage nach der Art der Richtcharakteristik läßt sich lichtmikroskopisch entscheiden. Für eine einseitige Richtcharakteristik müssen durch den reizleitenden und -verformenden Apparat starke Intensitätsdifferenzen erzeugt werden. Jedoch sind in der durchsichtigen Knospenkuppe weder zwischen noch in der Zelle die hierfür erforderlichen Pigmente zu erkennen. Die Zelle verwendet also Rezeptionssysteme mit *ungleichseitiger Richtcharakteristik*, um eine Lichtquelle zu orten. Diesen Befund bestätigt ein weiter unten aufgeführtes Experiment.

Bisher konnten mit dem Lichtmikroskop in der sphärischen Zelle keine rezeptorischen Strukturen erkannt werden. Lichtmikroskopisch müßten aber wenigstens Hinweise auf den reizleitenden und verformenden Apparat zu finden sein, der in der Knospe von *Bugula* bzw. in der sphärischen Zelle den für die Ermittlung der Lichtrichtung notwendigen Intensitätsgradienten erzeugt. Einen Anhaltspunkt bietet das in Abb. 20 dargestellte Experiment.

Im Teilbild a sieht man auf den Scheitel einer Knospe, die von unten beleuchtet ist. Die sphärischen Zellen sind andeutungsweise zu erkennen. Bei einer Hebung des Objektives (Abb. 20 b) sieht man anstelle der Zellen hellere Lichtflecken, die bei noch höherer Einstellung (Abb. 20 c) kleiner werden. Diese Beobachtung zeigt, daß die sphärischen Zellen gegenüber ihrer Umgebung stärker lichtbrechend sind, so daß sie eine Linsenwirkung ausüben.



a b c

Abb. 20a—c. Lebende Zoid-Knospe von *Bugula avicularia*, von oben gesehen, von unten beleuchtet. Mikrophotographie. — a Sphärische Zellen im Focus. Durchmesser der Zellen 5 μ. — b Objektivabstand vergrößert. — c Abstand weiter vergrößert. — Die sphärischen Zellen sind stärker lichtbrechend als das umgebende Medium. In den Zellen sind noch stärker lichtbrechende Grana zu erkennen

Hier könnte ein ähnlicher Fall vorliegen wie bei dem einzelligen (aber vielkernigen) Pilz *Phycomyces*, dessen phototropisch reagierender Sporangienträger sich aufgrund einer Linsenwirkung orientiert (BUDER 1918, VARJÚ und DELBRÜCK 1961). Der Sporangienträger selbst wirkt als Zylinderlinse, die auf der lichtabgewandten Seite eine andere Lichtverteilung erzeugt als auf der lichtzugewandten Seite durch das Reizlicht gegeben ist. Bei *Bugula* stellt die sphärische Zelle entsprechend eine kugelähnliche Linse dar. Sollte der durch die Linsenwirkung innerhalb der Zelle hervorgerufene Intensitätsgradient zur Orientierung benutzt werden, so wäre die ganze Zelle ebenso wie der Sporangienträger von *Phycomyces* als reizleitender und -verformender Apparat zu betrachten (Tabelle 4, m). Für alle Rezeptoren einer sphärischen Zelle wäre also wie beim Kameraauge ein gemeinsamer reizverformender Apparat gegeben.

Die für die Rezeptoren günstigste Lage wäre die Peripherie der Zelle, da sie dann die am stärksten ungleichseitige Richtcharakteristik hätten und so der In-

tensitätsgradient am besten ausgenützt wäre. Nach den bisherigen Beobachtungen reagierten einzelne Zellen wie auch die ganze Zellplatte nach allen Richtungen gleich stark auf seitliche Lichtreize. Demnach hat die Lichtempfindlichkeit einer sphärischen Zelle, d.h. die Richtcharakteristik des zusammengesetzten Rezeptionssystems keine Vorzugsrichtung. Dies wäre am einfachsten dadurch zu erklären, daß die Rezeptoren gleichmäßig an der Peripherie der Zelle verteilt sind.

Im Folgenden kann nun anhand der bisher gewonnenen Voraussetzungen und mit Hilfe einiger Hypothesen ein Modell für den Orientierungsmechanismus der *Bugula*-Zoide entworfen werden. Dieses Modell wird für den Fall entwickelt, daß eine *einzelne* sphärische Zelle phototaktisch reagiert; es ließe sich aber auch auf eine nur als ganze reagierende Zellplatte übertragen. Die Kenntnis dieses Modells führt anschließend zu einer Deutung der Intensitätsabhängigkeit der phototropischen Reaktion (Abb. 4).

Folgende Voraussetzungen haben sich bisher ergeben:

A. In einer sphärischen Zelle wird physikalisch ein für die Lichteinfallsrichtung charakteristisches Intensitätsmuster bzw. ein Intensitätsgradient erzeugt.

B. Mehrere Rezeptoren verwandeln diesen Gradienten in einen physiologischen Erregungsgradienten.

Als Rezeptoren sind hier intrazelluläre, rezeptorische Einheiten zu verstehen, die unabhängig voneinander Lichtintensitäten in entsprechende physiologische Größen transformieren. Als Erregung wird die physiologische Wirkung des Lichtes an einer rezeptorischen Einheit bezeichnet.

C. Da die Zelle völlig durchsichtig ist, werden immer alle Rezeptoren gleichzeitig, aber unterschiedlich stark beleuchtet (ungleichseitige Richtcharakteristik der einzelnen Rezeptionssysteme).

Für die weiteren Ausführungen genügt es, zwei in der Zelle gegenüberliegende Rezeptoren (S_1, S_2) zu betrachten, die möglichst unterschiedliche Lichtintensitäten erhalten (S_1 erhält I_1, S_2 erhält I_2). Das System wird nur aus einer Richtung beleuchtet.

Hier müssen nun einige Hypothesen eingeführt werden:

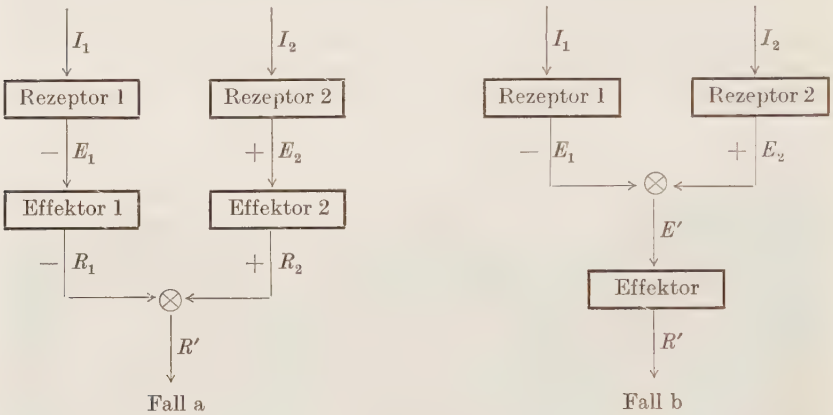
1. Hypothese: Bei einer Änderung der Reizintensität I bleibt das Verhältnis der Intensitäten am Ort der Rezeptoren I_1/I_2 konstant.

2. Hypothese: Die Erregung (E) aller Rezeptoren hat die gleiche Intensitätsabhängigkeit.

3. Hypothese: Die lichtgerichtete Gesamtreaktion ist das Ergebnis einer Differenzbildung zwischen den von den Rezeptoren ausgehenden physiologischen Wirkungen.

Da es sich bei der vom einzelnen Rezeptor ausgehenden Wirkung um eine vektorielle Größe handelt (s. Abschnitt D, 1), kann diese Hypothese auch als die einer vektoriellen Addition bezeichnet werden. In dem auf zwei Rezeptionssysteme mit entgegengesetzten Vorzugsrichtungen reduzierten Modell werden die Richtungen durch das Vorzeichen angegeben. Die vektorielle Addition führt also bei entgegengesetzt gerichteten Vektoren zu einer Differenzbildung ihrer Beträge.

Bei der Differenzbildung sind zwei Extremfälle möglich, die schematisch in der Textfigur dargestellt werden:



Fall a. Von der Erregung (E_1, E_2) jedes Rezeptors wird mittels eines zugehörigen Effektors eine Teilreaktion (R_1, R_2) ausgelöst, die man bei isolierter Reizung eines Rezeptors beobachten würde. Die Gesamtreaktion (R') ist die Differenz aller Teilreaktionen ($R' = R_2 - R_1$).

Fall b. Die Differenz wird schon auf dem Niveau der Erregung gebildet ($E' = E_2 - E_1$). Die durch einen gemeinsamen Effektor ausgeführte Reaktion (R') wäre dann eine Funktion der Erregungsdifferenz.

Die zur Ermittlung der Lichtrichtung notwendige Differenzbildung hat einen entscheidenden Einfluß auf die Intensitätsabhängigkeit der Reaktion R'. Dies wird am Fall a erläutert.

I_2 sei größer als I_1. Die bei der Beleuchtungsstärke I_1 am Rezeptor S_1 und bei I_2 an S_2 beobachtete Gesamtreaktion R' entspricht der Zunahme (ΔR) einer von nur *einem* Rezeptor ausgelösten Reaktion, wenn diese Zunahme durch einen Intensitätssprung (ΔI) von I_1 auf I_2 erreicht wird. Für eine in allen Intensitätsbereichen konstante Intensitätsdifferenz (ΔI_K), gilt:

$$R' = \frac{\Delta R}{\Delta I_K}, \text{ dabei ist } \Delta I_K = \Delta I = I_2 - I_1. \tag{1}$$

Steigert man die Reizintensität jedoch in verschiedenen Intensitätsbereichen immer im gleichen Verhältnis I_1/I_2, so wächst der notwendige Intensitätssprung ($\Delta I = I_2 - I_1$) proportional der Reizintensität I_1 (oder I_2). Daher gilt hier für eine konstante Intensitätsdifferenz (ΔI_K), auf die ΔR wie oben bezogen werden soll:

$$\Delta I_K = \frac{\Delta I}{I_1} = k_1 \cdot \frac{I_2}{I_1} \tag{2}$$

und beim Einsetzen von (2) in (1):

$$R' = \frac{\Delta R}{k_1 \cdot \frac{I_2}{I_1}}. \tag{3}$$

Die Reaktionszunahme (ΔR) wird hier also auf das konstante Verhältnis der Intensitäten I_1 und I_2 bezogen.

Diese Ausführungen lassen sich am besten bei logarithmischer Intensitätsskala verdeutlichen, da $\log I_2/I_1$ hier eine konstante Strecke auf der Abszisse bedeutet.

$$\frac{I_2}{I_1} = \text{const.}, \text{ daher: } \log \frac{I_2}{I_1} = \text{const.}$$

außerdem gilt:

$$\log \frac{I_2}{I_1} = \log I_2 - \log I_1 = \Delta \log I. \tag{4}$$

(4) eingesetzt in (3) ergibt:

$$R' = k_2 \cdot \frac{\Delta R}{\Delta \log I}. \tag{5}$$

Je weiter $\Delta \log I$ gegen den Grenzwert 0 strebt, desto besser entspricht die Gesamtreaktion R' einem Differentialquotienten, der den Anstieg jeder Teilreaktion R wiedergibt. Für $\Delta \log I \to d \log I$ gilt also:

$$R' = k \cdot \frac{dR}{d \log I} \quad \text{oder} \quad R = \int R' \cdot d \log I. \tag{6}$$

$\Delta \log I$ darf hier nicht beliebig klein sein, da die Rezeptoren S_1 und S_2 hinreichend verschiedene Intensitäten erhalten müssen. Schon bei einem Verhältnis von $I_2 : I_1 = 2:1$ ist jedoch $\Delta \log I$ relativ zur Breite des betrachteten logarithmischen Intensitätsbereichs klein, so daß die Beziehung (6) annähernd richtig ist.

Die Größe von I_2/I_1 oder $\log I$, die ein Maß für die Ungleichseitigkeit der Richtcharakteristik ist, läßt sich durch ein Experiment abschätzen, das bereits am Ende des Abschnittes D. 1 angedeutet ist. Das Ergebnis dieses Experiments ist in Abb. 4 dargestellt. Bei der ersten Messung (Abb. 4a) fiel außer dem Reizlicht (100%) ein 4% starkes Reflexionslicht von der Gegenseite auf die Versuchsobjekte. Für die zweite Messung (Abb. 4b) wurden Küvetten mit schräger Rückwand verwendet, so daß das Licht von der Gegenseite nur noch ungefähr 0,04% des Reizlichtes ausmachte. Wäre die Richtcharakteristik der Rezeptionssysteme von *Bugula* einseitig, d.h. vom Typ der des Pigmentbechers, so wären bei der Reduzierung des Gegenlichtes die zur Gegenseite gewandten Rezeptoren wesentlich schwächer beleuchtet worden. Die Erregungsdifferenz und damit die Reaktion hätte sich verstärken müssen, und ihre Verminderung infolge der Sättigung der Teilreaktionen hätte erst bei etwa 100fach höherer Lichtintensität auftreten dürfen. Der Kurvenverlauf blieb jedoch im Rahmen der Angabegenauigkeit gleich, so daß man auf eine ungleichseitige Richtcharakteristik oder ein kleines $\Delta \log I$ (d.h. I_2/I_1 nahe 1) schließen kann. Durch die Wegnahme des Gegenlichtes wurden hier *alle* Rezeptoren um wenige Prozent schwächer beleuchtet, so daß das Intensitätsverhältnis etwa das gleiche blieb.

Folgendes Resultat ist also festzuhalten, wenn die Hypothesen 1–3 zutreffen. Ist die Teilreaktion R_1 oder R_2 eine beliebige Funktion von $\log I$, so ist die durch eine Differenzbildung entstehende Gesamtreaktion R' annähernd die erste Ableitung dieser Funktion:

$$R_1, R_2 = f(\log I),$$
$$R' = f'(\log I).$$

Aus der gemessenen Intensitätsabhängigkeit der phototropischen Reaktion von *Bugula* läßt sich also die hypothetische Intensitätsabhängigkeit der von einem einzelnen Rezeptor ausgelösten Teilreaktion

rekonstruieren. Das Ergebnis zeigt Abb. 21. Die beiden s-förmigen Kurven stellen die Intensitätsabhängigkeit der Teilreaktionen R_1 und R_2 dar. Der Berechnung der Kurven wurde ein Intensitätsverhältnis $I_2 : I_1 = 2:1$ zugrunde gelegt, die beiden Kurven sind um dasselbe Verhältnis, d.h. um die entsprechende logarithmische Differenz parallel zur Abszisse gegeneinander verschoben. Die Ordinatendifferenz (ΔR) der Kurven entspricht der Ordinate der gemessenen Kurve (R', oben).

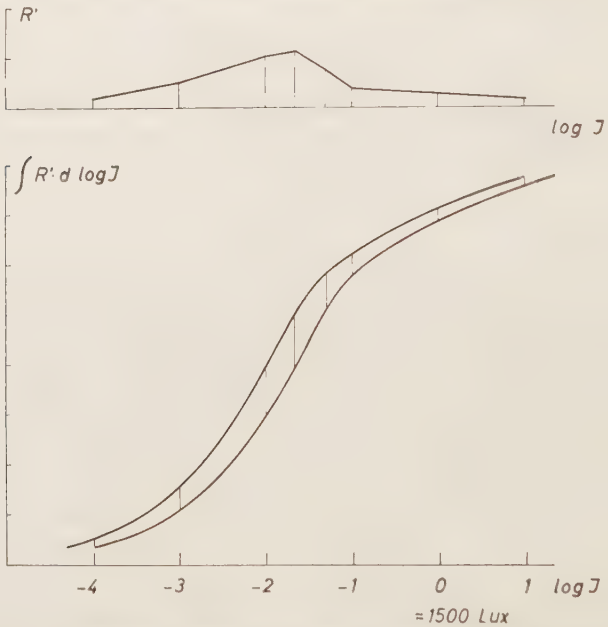


Abb. 21. *Oben:* Intensitätsabhängigkeit der phototropischen Reaktion (R') von *Bugula avicularia*, gleiche Kurve wie in Abb. 4 b. Teilstriche der Ordinate im Abstand von 5 Winkelgraden. Abszisse wie unteres Teilbild. — *Unten:* „Erregung" (Ordinate) zweier rezeptorischer Einheiten unter bestimmten Voraussetzungen, s. Abschnitt D, 2. Beide Kurven sind um ein Intensitätsverhältnis 1:2 gegeneinander verschoben, um die unterschiedliche Reizung zweier rezeptorischer Einheiten in einem Intensitätsgefälle anzudeuten. — Die s-förmigen Kurven gehen annähernd durch Integration aus der gemessenen Kurve (oben) hervor. Die Ordinatendifferenzen beider Kurven entsprechen den Ordinaten der gemessenen Kurve

In dieser Darstellung sind alle Hypothesen enthalten: 1. Beide Rezeptoren oder zwei Gruppen von Rezeptoren auf gegenüberliegenden Seiten der Zelle werden in allen Intensitätsbereichen im gleichen Intensitätsverhältnis belichtet (konstante logarithmische Differenz parallel der Abszisse). 2. Die Intensitätsabhängigkeit aller Teilreaktionen ist gleich. Hypothesen über den Verlauf der Funktionen $E = f(I)$ und $R = f(E)$ werden hier nicht gemacht; nur die Gleichheit des Verlaufs dieser Funktionen für alle Rezeptoren wird gefordert. 3. Die Gesamtreaktion R' ist die Differenz der Teilreaktionen (R_1, R_2).

Im Fall a kann also die Abnahme der Gesamtreaktion R' bei hohen Intensitäten dadurch erklärt werden, daß die Teilreaktionen einer Sättigung zustreben und sich so ihre Differenz verringert.

Für eine Differenzbildung im Fall b ergeben sich dieselben Folgerungen wie im Fall a: die Intensitätsabhängigkeit von E' ist die 1. Ableitung der Intensitätsabhängigkeit von E_1 bzw. von E_2, wenn die Hypothesen 1—3 zutreffen. Hier würde allerdings die Intensitätsabhängigkeit der Differenz E' nur dann mit der gemessenen Kurve (R') übereinstimmen, wenn zwischen E' und R' eine lineare Beziehung bestünde.

Eine andere als s-förmige Intensitätsabhängigkeit der Erregung (E_1, E_2) könnte man sich im Fall b — nur mit Hilfe weiterer Hypothesen — folgendermaßen vorstellen: E_1 und E_2 steigen mit der Intensität, ohne sich im geprüften Intensitätsbereich einer Sättigung zu nähern. Die hier vorausgesetzte Kurve entspricht also etwa dem Anfangsteil der s-förmigen Kurve. E' würde dann ebenfalls im ganzen gemessenen Intensitätsbereich ansteigen. Bei höheren Intensitäten setzt aber ein Prozeß ein, der auf R' hemmend wirkt. Diese intensitätsabhängige Hemmwirkung müßte wiederum von Photorezeptoren gesteuert werden.

Keinesfalls ist jedoch bei den Hypothesen 1—3 die Annahme möglich, daß die Erregung der Rezeptoren (E_1, E_2) bei hohen Intensitäten wieder abnimmt. In diesem Falle würde in einem mittleren Intensitätsbereich bei der Differenzbildung eine Vorzeichenumkehr auftreten, d.h. die positive in eine negative Phototaxis umschlagen.

Nimmt man eine lineare Beziehung zwischen der Erregung der Rezeptoren bzw. ihrer Differenz und der folgenden Reaktion an ($E_1 \sim R_1$, $E_2 \sim R_2$, $E' \sim R'$), so stellt die s-förmige Kurve (Abb. 21) in den Fällen a und b die Intensitätsabhängigkeit der Erregung einer rezeptorischen Einheit dar. Unter dieser Voraussetzung ist also die Abnahme der phototropischen Reaktion bei hohen Intensitäten auf eine zunehmende Sättigung der Rezeptorerregung zurückzuführen. Anders ausgedrückt: die beobachtete Reaktion hat dort ein Maximum, wo die Intensitätsabhängigkeitskurve der Erregung am steilsten ist, d.h. die gemessene Kurve ist ein Maß für die Unterschiedsempfindlichkeit der Rezeptoren. Dabei handelt es sich hier um die Unterscheidung von simultan gemessenen Intensitätsdifferenzen.

Für eine s-förmige Intensitätsabhängigkeit der Rezeptorerregung spricht die Tatsache, daß vergleichbare Intensitätsabhängigkeiten auch bei anderen Rezeptoren, insbesondere Photorezeptoren vorkommen. So wurde z.B. von Dodt und Echte (1961) eine ähnliche Beziehung zwischen Lichtintensität und b-Welle des Retinogramms von Ratten gefunden. Solche Ähnlichkeiten können allerdings auch rein formal sein.

Interessant ist die in der gleichen Arbeit (Dodt und Echte 1961) dargestellte Intensitätsabhängigkeit der Verschmelzungsfrequenz bei Flimmerlicht. Hier findet sich bei hohen Intensitäten eine Verringerung des Auflösungsvermögens, als deren Ursache formal ähnlich wie bei *Bugula* eine Verminderung von Erregungsdifferenzen im Sättigungsbereich der Rezeptoren angenommen werden kann.

Eine mit der bei *Bugula* gefundenen vergleichbare Reaktion zeigt *Phycomyces* (REICHARDT und VARJÚ 1958, REICHARDT 1961). Bei höheren Intensitäten sinkt die Geschwindigkeit der phototropischen Krümmung bis auf Null. Dieser Zustand wurde von CASTLE (1931) als Sättigung der auf beiden Seiten des Sporangienträgers hervorgerufenen Wachstumsreaktionen gedeutet. Schon BLAAUW (1909) vermutete, daß es sich bei indifferenten Zuständen phototropischen Verhaltens „in Wirklichkeit um den Zweikampf zweier gleichstarker Neigungen handelt, welcher die Aufhebung einer sichtbaren Reaktion zur Folge hat".

Auf ein von DELBRÜCK und SHROSPHIRE (1960) bei *Phycomyces* angestelltes Experiment kann der hier geschilderte Fall a angewandt werden. Bei Bestrahlung des Sporangienträgers mit kurzwelligem Licht (280 mμ) erfolgt eine negativ phototropische Reaktion. Diese ist wesentlich stärker als die bei sichtbarem Licht ausgelöste positiv phototropische Reaktion, obwohl die spektrale Wirksamkeit für die Wachstumsreaktion im kurzwelligen Licht sogar etwas geringer ist. Bei Bestrahlung mit sichtbarem Licht erhält die lichtabgewandte Seite des Sporangienträgers durch die Linsenwirkung stellenweise höhere Lichtintensitäten als die lichtzugewandte Seite. Kurzwelliges Licht wird jedoch auf dem Weg durch den Sporangienträger stark absorbiert, so daß nun die lichtzugewandte Seite wesentlich stärker als die lichtabgewandte Seite belichtet wird. Wenn die für *Bugula* aufgestellten Hypothesen auch für *Phycomyces* zutreffen, müßte die Intensitätsabhängigkeit der phototropischen Reaktion bei kurzwelligem Licht einen anderen Verlauf als bei sichtbarem Licht zeigen, da im UV offenbar ein steilerer Intensitätsgradient im Sporangienträger vorliegt.

Eine Differenzbildung könnte bei einem wachsenden Pflanzenteil allein durch unterschiedliche Wanddehnung zustande kommen (Fall a). Jedoch werden auch andere Mechanismen diskutiert, wie z. B. Wuchsstoffquerverschiebungen bei der *Avena*-Koleoptile.

3. Die Abhängigkeit der phototropischen Reaktion von der Wellenlänge

Die spektrale Wirksamkeitskurve von *Bugula* (Abb. 6) zeigt eine Ähnlichkeit mit bekannten, tierischen Sehstoffabsorptionskurven und spektralen Empfindlichkeitskurven. Besonders das ausgeprägte Minimum bei etwa 400 mμ und den Anstieg zu kürzeren Wellenlängen, aber auch die annähernd symmetrische Form der Kurve im sichtbaren Spektralbereich und ihre Breite finden wir in ähnlicher Weise bei allen bekannten Retinin-Opsin-Systemen (DARTNALL 1957). Wegen der großen Streuung der Meßwerte muß die Frage offen bleiben, ob bei *Bugula* möglicherweise ein $Retinin_1$- oder $Retinin_2$-System vorliegt.

Aufgrund der Form der Wirksamkeitskurve muß man also für *Bugula* die Existenz eines Sehfarbstoffes fordern. Da solche Stoffe bisher nur in Zellen gefunden wurden, ist es unwahrscheinlich, daß die phototropische Reaktion durch direkte Lichtwirkung auf die Knospenwand zustande kommt.

Die lichtempfindlichen Farbstoffe müssen in sehr geringer Menge vorliegen, mit dem Auge sind sie nicht auszumachen. Auf 1—2% genaue *Absorptionsmessungen an ganzen Zoiden* zeigten nur einen gleichmäßigen Anstieg der Absorption zu kürzeren Wellenlängen (Abb. 7).

4. Die morphogenetischen Wachstumstendenzen der Zoide

Die starke Streuung der Meßwerte geht nur zu einem verschwindenden Bruchteil auf die Variabilität der Lichtreaktion zurück. Der Hauptanteil der Streuung kann auf *morphogenetisch festgelegte Richtungsänderungen* der wachsenden Knospe zurückgeführt werden, welche sich der phototropischen Wendung additiv überlagern (Abb. 8). Bereits im Dunkeln ist die Variabilität dieser Richtungsänderungen sehr groß. In der Summe wächst ein vom Licht unbeeinflußtes Zoid stets in einem Bogen, der nach der „Rückseite" des Zoids gekrümmt ist. An der Außenseite des Bogens, bzw. an der Zoidvorderseite sitzen die Tentakelkronen.

Bei fester Lichtrichtung wächst das Ästchen schräg zum Licht in der Resultierenden zwischen morphogenetisch festgelegter und phototropischer Wendetendenz. Hierdurch wie auch durch die Verzweigungsgesetze (Schneider 1959a) wird die Trichterform des ganzen *Bugula*-Stöckchens verständlich. Die Tentakelkronen stehen immer an der Innenseite der schrägen Trichterwände, die von den Ästchen gebildet werden. Dabei ist die Achse des Trichters zum Licht gerichtet (Abb. 6 bei Schneider 1959a).

Die morphogenetisch festgelegten Richtungsänderungen zeigen schwache Größenunterschiede in Abhängigkeit von der Wellenlänge (Abb. 11). Diese Wellenlängenabhängigkeit unterscheidet sich deutlich vom Aktionsspektrum der phototropischen Reaktion. Demnach muß hier eine spezifische Beeinflussung des morphogenetischen Systems durch das Licht angenommen werden. Möglicherweise ist in der Knospe neben dem für die phototropische Reaktion verantwortlichen ein zweites lichtempfindliches Farbstoffsystem vorhanden.

Bisher erscheinen diese Befunde jedoch befriedigend nur für das Aktionsspektrum der *Streuung* der Meßwerte (Abb. 11) gesichert, das demjenigen der morphogenetisch festgelegten Wendungen erstaunlich parallel verläuft. Völlig unklar ist es, auf welche Weise diese Richtungsänderungen entstehen und wie sie vom Licht beeinflußt werden.

5. Der Zeitverlauf der lichtgerichteten Zellwanderung

Als charakteristische Größen für den Zeitverlauf der lichtgerichteten Zellwanderung bei verschiedenen Reizprogrammen wurden Reaktionszeit und Reaktionsdauer bestimmt. Die Zeit vom Beginn des Lichtreizes nach längerer Dunkelheit bis zum Einsetzen der Bewegungsreaktion variiert stark und ist auffällig lang (7 – 30 min). Mit Hilfe einer Messung von Schneider (1958a, s. auch Kaissling und Schneider 1962) läßt sich ableiten, daß der weitaus größte Teil der Reaktions*zeit* von der Latenz*zeit*[1], d.h. von lichtunabhängigen Folgeprozessen eingenommen

[1] Die Latenzzeit ist die Zeit vom Ende der Sensitivierungszeit bis zum Beginn der Reaktion. Die Sensitivierungszeit ist die kürzeste Expositionszeit, bei der noch die gleiche Reaktionszeit wie bei einem Dauerreiz auftritt (s. Hecht 1931).

wird. Bereits bei einer Expositionszeit von 3.25 min sind bei derjenigen Lichtintensität (log I -3), die bei der Untersuchung der Zellwanderungen verwendet wurde, so starke phototropische Wendungen der Knospe zu beachten, daß man noch bei Expositionszeiten von 1—2 min statistisch sicherbare Reaktionen erwarten kann. Da die Reaktionszeit bei kurzen Belichtungszeiten sicherlich nicht verkürzt ist, muß man also mit Latenzzeiten von mehreren Minuten (bis zu fast 30 min) rechnen.

Der Einfluß einer Dunkeladaption auf Reaktionszeit und Reaktionsdauer konnte bisher nicht mit genügender Sicherheit wahrscheinlich gemacht werden. Vergleicht man Zellplatten, die im Dunkeln schon in einer bestimmten Richtung wandern und aus der entgegengesetzten Richtung belichtet werden, mit solchen, die durch eine 180°-Umkehr der Lichtrichtung gereizt werden, so ist in den Reaktionszeiten kein Unterschied feststellbar. Die Dauer der Wendereaktion scheint im zweiten Fall etwas kürzer zu sein.

Die erhebliche Länge der Latenzzeit sowie die geringen Unterschiede in Reaktionszeit und -dauer bei extrem unterschiedlichen Reizsituationen weisen daraufhin, daß die geschwindigkeitsbestimmenden Prozesse weniger auf der rezeptorischen als auf der effektorischen Seite des phototropisch reagierenden Systems zu suchen sind. Dafür spricht auch die beträchtliche Länge der Reaktions*dauer*, d. h. der für eine Änderung der Fortbewegungsrichtung notwendigen Zeit. Die Trägheit des Systems kommt auch darin zum Ausdruck, daß eine Zellplatte nach Ende eines Lichtreizes im Dunkeln längere Zeit in der alten Richtung weiter wandert. Die Zeiten bis zum Beginn des Ausscherens aus der alten Wanderungsrichtung sind im Mittel etwa ebenso lang wie die beobachteten Reaktionszeiten.

Als Ursache für die langen Latenzzeiten kommt eine interzelluläre Erregungsübertragung nicht in Betracht, wenn Rezeptor und Effektor, wie man annehmen muß, in derselben Zelle vereint sind.

6. *Der Zusammenhang zwischen der phototropischen Wendung und den Zellwanderungen*

Wie hängt die phototropische Wendung mit den Bewegungen der Zellplatte zusammen?

Mit einer Beleuchtungsstärke von $\log I = -3$ kann eine mittlere Krümmung von 5° hervorgerufen werden, wenn die Knospen 15 min belichtet werden (s. Abb. 5, Legende unten). Bei einem Radius der etwa halbkugeligen Knospenkuppe von 45 μ ergibt sich nach der Formel

$$5^{0} \cdot \frac{2\pi \cdot 45\,\mu}{360^{\circ}} = 3{,}9\,\mu$$

eine lichtgerichtete Wanderung der Zellplatte um etwa 4 μ. Die Relation: Weg der Zellen zum Licht (s_L) zu Belichtungszeit (t_B) stimmt

mit der bei gleicher Intensität beobachteten Wanderungsgeschwindigkeit der Zellen (v_L, Abb. 14 und 15) befriedigend überein:

$$\frac{s_L}{t_B} = \frac{4\,\mu}{15\,\text{min}}; \quad v_L = \frac{2-3\,\mu}{10\,\text{min}}.$$

Der Krümmungswinkel (γ) der Knospe entspricht also dem an der Knospenkuppe zurückgelegten Weg der Zellen (s_L). Beide Größen lassen sich bei bekanntem Knospendurchmesser ($2\,r_{\text{Knospe}}$) gegenseitig berechnen, s_L ist eine zu γ gehörige Bogenlänge:

$$\gamma \cdot \frac{2\pi\, r_{\text{Knospe}}}{360°} = s_L.$$

Nach diesem Befund geht also die phototropische Wendung allein auf die lichtgerichteten Bewegungen der Zellplatte zurück. Diese Bewegungen sind spätestens etwa 30 min nach dem Ende eines Lichtreizes abgeschlossen (s. Abb. 16b). Um den phototropischen Krümmungswinkel der Knospe messen zu können, muß man jedoch die Knospen nach der Belichtung mehrere Stunden im Dunkeln wachsen lassen. In dieser Zeit können sich morphogenetische Wachstumstendenzen auswirken und Zufallsschwankungen in der Wachstumsrichtung auftreten. Die additive Überlagerung der sich im Dunkeln vollziehenden Richtungsänderungen mit der phototropischen Wendung kommt also durch ihr zeitliches Nacheinander zustande.

7. Die Zeit- und Intensitätsabhängigkeit der phototropischen Reaktion

Bei gleicher Beleuchtungsstärke wandern die sphärischen Zellen in den Grenzen der Meßgenauigkeit mit konstanter Geschwindigkeit, wenn man sie längere Zeit belichtet. Dies zeigt die direkte Beobachtung der Zellplatte (Abb. 13); außerdem ist es auch aus einer Messung von Schneider (1958a, s. auch Kaissling und Schneider 1962) bei 1500 Lux ($\log I = 0$) zu entnehmen. Hier ist zwischen 15 min und 2 Std das Verhältnis von Krümmungswinkel zu Belichtungszeit, also auch die Wanderungsgeschwindigkeit konstant. Die Belichtungszeit (t_B) darf nämlich bei längeren Belichtungszeiten der Wanderungsdauer (t_W) gleichgesetzt werden, da die Wanderung nach dem Ende einer Belichtung etwa mit der gleichen zeitlichen Verzögerung aufhört, mit der sie nach Reizbeginn einsetzt ($t_B = t_W$).

Da bei längeren Belichtungszeiten die Wanderungsdauer (t_W) allein von der Belichtungszeit (t_B) bestimmt wird und die Wanderungsgeschwindigkeit bei gleicher Intensität konstant ist, kommt also nur die Geschwindigkeit (v_L) der Zellen als eine von der Beleuchtungsstärke abhängige Größe in Frage: $v_L = f(I)$.

Gemessen wurde die Intensitätsabhängigkeit der phototropischen Reaktion nur bei Belichtungszeiten bis zu 15 min (Abb. 4). Bei kurzen

Belichtungszeiten ist nicht mehr mit einer konstanten Wanderungsgeschwindigkeit zu rechnen, da die Zellen offenbar mehrere Minuten brauchen, um eine konstante Geschwindigkeit zu erreichen. Auch werden hier Belichtungszeit und Wanderungsdauer wahrscheinlich nicht mehr übereinstimmen. Trotzdem ist zwischen 3,25 und 15 min Belichtungszeit das Verhältnis von Krümmungswinkel (γ) bzw. Weg der Zellen (s_L) zu Belichtungszeit (t_B) für alle Intensitätsbereiche jeweils bei gleicher Intensität (I) konstant (SCHNEIDER 1958a, KAISSLING und SCHNEIDER 1962). Es gilt die Formel:

$$\frac{\gamma}{t_B} = f(I) \quad \text{bzw.} \quad \frac{s_L}{t_B} = f(I).$$

Auch bei kurzen Belichtungszeiten hat also die charakteristische, intensitätsabhängige Größe die Dimension einer Geschwindigkeit. Man könnte diese Gesetzmäßigkeit formal so deuten, daß während der Belichtung mit einer intensitätsabhängigen Geschwindigkeit ein „Stoff angehäuft" wird, dessen Menge die Länge des von den Zellen zurückzulegenden Weges bestimmt.

Diese Deutung bedarf noch einer Korrektur, da die Lichtrichtung bei *Bugula* durch Auswertung von Intensitäts*differenzen* ermittelt wird (s. Abschnitt D, 2). Der von den Zellen zurückzulegende Weg müßte also durch die Mengen*differenz* zweier, an getrennten Orten mit etwas verschiedenen Geschwindigkeiten angehäufter Stoffmengen bestimmt werden. Dementsprechend wird die Intensitätsabhängigkeit der Anhäufungsgeschwindigkeit jeder der beiden Stoffmengen durch die errechnete s-förmige Kurve wiedergegeben (Abb. 20). In diesem Bild würde die lokale Anhäufungsgeschwindigkeit ein Maß für den intensitätsabhängigen Erregungszustand einer rezeptorischen Einheit sein.

Die lokal angehäuften Stoffmengen wie auch ihre Mengendifferenz sind — ebenso wie der von den sphärischen Zellen zurückgelegte Weg (s_L) — von der Belichtungszeit (t_B) und der Lichtintensität (I) in ganz verschiedener Weise abhängig und nicht eine Funktion der Lichtmenge: $s_L = t_B \cdot f(I)$. Demnach gilt für die phototropische Reaktion von *Bugula* das $I \cdot t$-Gesetz (BUNSEN-ROSCOE) oberhalb von etwa 3 min Belichtungszeit nicht.

8. Die Relativbewegungen der Zellen gegen die Cuticula

Bei der Betrachtung der Zellwanderungen muß man berücksichtigen, daß die sphärischen Zellen mit großer Wahrscheinlichkeit Cuticulasubstanz sezernieren (SCHNEIDER 1958a, 1959b). Da das abgegebene Wandmaterial infolge der Wanddehnung ständig radiär aus dem Bereich der Zellplatte „abfließt", verschieben sich die Zellen gegen die Cuticula zentralwärts, wobei sie ihre Lage zum Scheitelpunkt der Knospe nicht verändern.

Während eine randständige Zelle (pro Stunde) eine Fläche produziert, die zweimal so groß ist wie ihre Kontaktfläche zur Cuticula, verschiebt

sie sich um ihren sechsfachen Durchmesser (s. Abschnitt C, 10). Damit die Zelle nicht von der sich dehnenden Cuticula mitgenommen werden, muß man Kräfte annehmen, die ein Zusammenhalten der Zellplatte bewirken. Diese Kräfte würden mit den Reibungskräften zwischen Zellen und Cuticula im Gleichgewicht stehen oder diese übertreffen. In diesem Zusammenhang ist zu vermuten, daß die Pulsationsbewegungen der Zellplatte auf eine Störung des Kräftegleichgewichts zurückgehen.

Mit dieser Vorstellung läßt sich die beobachtete Maximalgeschwindigkeit der Randzellen bei der Pulsation vereinen. Sie wandern in einem Zeitraum von 10—20 min mit einer Geschwindigkeit von etwa 20 μ bzw. 4 Zelldurchmessern pro Stunde, also nicht schneller, als es durch die Wanddehnung zu erklären wäre.

Über die Natur der die Zellen zusammenhaltenden Kräfte lassen sich vorläufig keine Angaben machen. Auch im dichtgedrängten Verband verändern einzelne Zellen ihre Lage zu den Nachbarn. In der Phase des Auseinanderrückens können sie den Kontakt zueinander aufgeben. Die Zellen scheinen nach diesen Beobachtungen nicht fest miteinander verbunden zu sein.

Während die Verschiebung der Zellen gegen die Cuticula bei Wachstum und Pulsation von der Zelle her betrachtet passiv erfolgen könnte, d.h. durch von außen auf die Zelle wirkende Kräfte, wird man für die lichtgerichtete Wanderung eine aktive Fortbewegung der Zellen fordern. Dafür sprechen die beobachtete Linsenwirkung der einzelnen Zelle, die ihr eine Orientierung ermöglichen könnte, sowie die Wanderung einzelner, vom Verband der übrigen abgelöster Zellen.

Der Fortbewegungsmechanismus der Zellen ist bisher unbekannt. Vermutlich steht er in engem Zusammenhang mit dem Sekretionsmechanismus, da sich ja jede Zelle gegen das von ihr selbst produzierte Material verschieben muß. Auf eine solche Beziehung weist auch folgender Befund: Bei der Wanderung zum Licht traten keine höheren Geschwindigkeiten auf, als sie bei der Pulsation beobachtet und für die Relativbewegung der Zellen gegen die Cuticula berechnet wurden. Nur im optimalen Intensitätsbereich, der hier nicht zur Reizung verwendet wurde, würden bei der lichtgerichteten Wanderung wahrscheinlich etwas höhere Geschwindigkeiten vorkommen als bei den Pulsations- und Relativbewegungen.

Eine Lichtwachstumsreaktion, die mit der Fortbewegung der Zellen im Zusammenhang stehen könnte, wurde von Schneider (unveröffentlicht) nicht gefunden und war auch bei genauerer Auswertung der Filmaufnahmen nicht nachzuweisen. Allerdings kann sie so gering sein, daß sie in den Meßfehlern untergeht.

Angesichts der ständigen Relativbewegungen der Zellen gegen die Cuticula erscheint die *Orientierungsleistung* der Knospe erstaunlich. Einerseits wurde für Zellen, die ihre Lage zum Knospenscheitel nicht verändern, eine mittlere Geschwindigkeit der Materialströmung über die Zellen von rund 20 μ/Std errechnet; andererseits ruft eine durch

einen Lichtreiz hervorgerufene Verschiebung der Zellplatte gegen den Scheitel von 4 μ bereits eine Winkeländerung von 5° hervor. Im Extremfall können ancestruloide Zoide ohne Abkammerung mehr als 1 cm lang werden und dabei ohne nennenswerte Richtungsänderungen zum Licht wachsen. Dabei ist noch zu berücksichtigen, daß die Richtwirkung des Lichtes bei einem Lichteinfallswinkel in der Nähe von 0° wahrscheinlich besonders gering ist.

Wie genau das phototropische System trotz der Relativbewegungen der Zellen arbeitet, zeigt auch die Tatsache, daß die Streuung der phototropischen Reaktion bei kurzzeitigem, seitlichem Lichteinfall verhältnismäßig schwach ist (s. Abschnitt C, 7).

9. Die absolute Empfindlichkeit der phototropischen Reaktion

Die den verwendeten Beleuchtungsstärken entsprechenden absoluten Bestrahlungsstärken lassen sich auf folgende Weise abschätzen. Der Maximalwert des Aktionsspektrums (Abb. 5) wurde mit einem Licht der Wellenlänge $\lambda = 506$ mμ bei einer Beleuchtungsstärke von 1.35 Lux gewonnen. Dieser Wert wurde mit Hilfe eines Luxmeters bestimmt, dessen Empfindlichkeitskurve zunächst als identisch mit der des helladaptierten menschlichen Auges betrachtet werden soll. Für die Wellenlänge $\lambda = 555$ mμ gibt das mechanische Lichtäquivalent (M) an, welche Strahlungsleistung einem Lichtstrom von 1 Lumen entspricht:

$$M = 1{,}47 \cdot 10^{-3} \frac{\text{Watt}}{\text{Lumen}}.$$

Die Empfindlichkeit des helladaptierten Auges bei $\lambda = 506$ mμ beträgt 43% der Empfindlichkeit bei $\lambda = 555$ mμ (D'ANS und LAX 1949). Also ist bei $\lambda = 506$ mμ eine Strahlungsleistung von

$$\frac{1{,}47}{0{,}43} \cdot 10^{-3}\,\text{Watt} = 3{,}42 \cdot 10^{-3}\,\text{Watt}$$

notwendig, um einen Lichtstrom von 1 Lumen zu erzeugen. Diese Leistung auf einer Fläche von 1 m² verteilt, entspricht ($\sim$) einer Beleuchtungsstärke von 1 Lux für $\lambda = 506$ mμ:

$$1\,\text{Lux}_{(506\ \text{m}\mu)} \sim 3{,}42 \cdot 10^{-3} \frac{\text{Watt}}{\text{m}^2}.$$

Daraus berechnet sich die im Experiment verwendete Bestrahlungsstärke zu:

$$1{,}35\,\text{Lux}_{(506\ \text{m}\mu)} \sim 4{,}62 \cdot 10^{-3} \frac{\text{Watt}}{\text{m}^2}.$$

Die Querschnittsfläche einer zum Licht wandernden sphärischen Zelle soll mit 30 μ^2 angenommen werden. Auf eine sphärische Zelle kommt

also bei einer Beleuchtungsstärke von 1,35 $\text{Lux}_{(506\,\text{m}\mu)}$ eine Strahlungsleistung von

$$30\,\mu^2 \cdot 4{,}62 \cdot 10^{-3} \frac{\text{Watt}}{10^{12}\,\mu^2} = 1{,}38 \cdot 10^{-13}\,\text{Watt}.$$

Die Photonenenergie beträgt aber für Licht der Wellenlänge 506 mμ (berechnet nach Pohl 1958)

$$3{,}92 \cdot 10^{-19}\,\text{Wattsec}.$$

Teilt man die oben für eine sphärische Zelle errechnete Strahlungsleistung durch diesen Wert, so erhält man die Anzahl der Lichtquanten, die bei einer Beleuchtungsstärke von 1,35 Lux (506 mμ) in der Sekunde auf eine sphärische Zelle (30 μ^2) fallen:

$$3.5 \cdot 10^5 \frac{\text{Lichtquanten (506 m}\mu\text{)}}{\text{sec}}.$$

In folgender Gleichung sind die oben einzeln ausgeführten Schritte zusammengefaßt:

$$1{,}47 \cdot 10^{-3} \left[\frac{\text{Watt}}{\text{Lumen}}\right] \cdot \text{Luxwert}_{(\lambda)} \left[\frac{\text{Lumen}}{m^2}\right] \cdot \text{Empfängerfläche}\,[\text{m}^2]$$
$$\text{relative spektrale Empfindlichkeit}_{(\lambda)}\ \text{in Prozent} \cdot \text{Photonenenergie}_{(\lambda)}\,[\text{Wattsec}]$$
$$= \frac{\text{Anzahl der Photonen}}{\text{sec}}.$$

Mit Hilfe dieser Gleichung läßt sich für Licht einer bestimmten Wellenlänge (λ) die Anzahl der Quanten berechnen, die pro Sekunde auf eine Empfängerfläche fallen. Die Beleuchtungsstärke des zu untersuchenden monochromatischen Lichtes wird an einem Luxmeter in Lux abgelesen und über dem Bruchstrich eingesetzt; dort steht außer der Empfängerfläche noch das mechanische Lichtäquivalent für $\lambda = 555$ mμ. Unter dem Bruchstrich steht neben der Energie eines Photons der betreffenden Wellenlänge die relative spektrale Empfindlichkeit des Auges bei dieser Wellenlänge in Prozent der Maximalempfindlichkeit bei 555 mμ. Exakt ist diese Methode nur dann, wenn sich die spektrale Empfindlichkeitskurve des helladaptierten Auges mit der des Luxmeters deckt.

Der für *Bugula* errechnete Wert könnte mit einem Fehler belastet sein, der darin liegt, daß die Empfindlichkeitskurve des verwendeten Luxmeters mit der des helladaptierten Auges nicht genau übereinstimmt. Die Empfindlichkeitskurve des verwendeten Luxmeters ist in halber Höhe des Maximums etwa doppelt so breit wie die des Auges. Die Empfindlichkeit des Luxmeters ist also bei 555 mμ — relativ zu der Summe der Empfindlichkeiten in allen Spektralbereichen — geringer als dieselbe relative Empfindlichkeit des Auges. Ungefähr bei der Wellenlänge 506 mμ schneiden sich jedoch flächengleiche Empfindlichkeitskurven von Luxmeter und Auge, d.h. hier ist in beiden Fällen die Empfindlichkeit — relativ zur Summe der Empfindlichkeiten in allen Spektralbereichen — gleich.

Der Vergleich flächengleicher Empfindlichkeitskurven geht davon aus, daß die gleiche Anzahl pro Zeit und Netzhautfläche absorbierter, wirksamer Quanten den gleichen Helligkeitseindruck im Auge erzeugt, also auch dem gleichen Luxwert entspricht — unabhängig von der Wellenlänge des eingestrahlten Lichtes.

Allerdings könnte ein solcher Vergleich nur dann voll berechtigt sein, wenn die Empfindlichkeitskurven mit den spektralen Verteilungskurven der absorbierten Quanten übereinstimmen würden. Dafür müßte aber die Voraussetzung erfüllt sein, daß die Einheit der Beleuchtungsstärke (1 Lux) für ein energiegleiches Emissionsspektrum definiert wäre. Da der Definition von 1 Lux jedoch das Emissionsspektrum der Hefnerlampe zugrunde liegt, muß hier mit einem gewissen Fehler gerechnet werden, der jedoch für diese Berechnung unerheblich ist. Selbst wenn er 50% betrüge, so wäre dies hier von geringerer Bedeutung, zumal man aus der Größe der phototropischen Reaktion von *Bugula* auch nur mit einem ähnlich großen Fehler auf die Intensität eines Reizlichtes schließen kann.

Überdies zeigt der im nächsten Absatz durch Zahlenangaben belegte Befund, daß der hier zu erwartende Fehler in der Tat zu vernachlässigen ist: Ein Licht der Wellenlänge 506 mμ, das auf *Bugula* gleich stark wirkt wie weißes Licht einer entsprechend gewählten Intensität, erzeugt am Luxmeter einen geringeren Ausschlag als das für *Bugula* „gleich helle" weiße Licht. Bei der Wellenlänge 506 mμ hat also das Luxmeter eine — relativ zur Summe der Empfindlichkeiten in allen Wellenlängen — geringere Empfindlichkeit als die Knospe von *Bugula*. Dieses Ergebnis stimmt nun aber gut mit demjenigen überein, das aufgrund eines Vergleichs der flächengleichen Empfindlichkeitskurven von Luxmeter und *Bugula* zu erwarten ist. Demnach ist der oben geforderte Fehler eines solchenVergleichs hier unerheblich.

Die bei einer Beleuchtungsstärke von 1,35 Lux (506 mμ) erhaltene phototropische Reaktion läßt sich auch mit dem weißen Licht einer Niedervoltleuchte von etwa 2,4 Lux hervorrufen (vgl. Abb. 4b mit Abb. 5a: $\log I = -2{,}8$ entspricht 2,4 Lux). Bei einer Beleuchtungsstärke $\log I = -2{,}8$ weißen Lichtes werden also von einer Zelle etwa ebenso viele Quanten/sec absorbiert wie bei einer Einstrahlung von ungefähr $3{,}5 \cdot 10^5 \frac{\text{Lichtquanten}}{\text{sec}}$ einer Wellenlänge von 506 mμ.

Extrapoliert man die von SCHNEIDER gemessene Intensitätsabhängigkeitskurve (Abb. 4a), so ist die Schwellenintensität, bei der man bei 15minütiger Belichtung im Mittel gerade keine Reaktion mehr bekommt, bei $\log I = -6$, also etwa drei Zehnerpotenzen unterhalb von $\log I = -2{,}8$ anzusetzen.

Auf eine sphärische Zelle (30 μ^2) fallen dabei etwa 350 Quanten der Wellenlänge 506 mμ in einer Sekunde. Von diesen 350 Quanten dürfte nur ein sehr geringer Teil absorbiert werden. Wenige Lichtquanten/sec reichen also aus, um bei mehr als 15 min Belichtungszeit eine lichtgerichtete Wanderung der sphärischen Zellen von *Bugula* hervorzurufen.

Die *Schwellenintensität*, die bei 15 min Belichtungszeit gerade keine phototropische Reaktion bei *Bugula* mehr hervorzurufen vermag (entsprechend etwa $\log I = -6$), errechnet sich für Licht der Wellenlänge 506 mμ zu ungefähr

$$5 \cdot 10^{-12} \frac{\text{Watt}}{\text{mm}^2} = 5 \cdot 10^{-5} \frac{\text{erg}}{\text{sec} \cdot \text{mm}^2}.$$

Dabei kann die Größenordnung 10^{12} $\frac{\text{Watt}}{\text{mm}^2}$ als verbindlich angesehen werden.

Die *Schwellenenergie*, die auf 15 min verteilt bei *Bugula* gerade nicht mehr für eine lichtgerichtete Reaktion der sphärischen Zelle (30 μ^2) ausreicht, beträgt für Licht der Wellenlänge 506 mμ etwa $1 \cdot 10^{13}$ Wattsec; sie ist also innerhalb der Größenordnung 10^{-13} oder 10^{-14} Wattsec anzunehmen. Damit liegt die absolute Lichtempfindlichkeit von *Bugula* drei bis vier Zehnerpotenzen unter der der empfindlichsten bekannten Rezeptoren, die nur etwa 10^{-17} Wattsec für eine minimale Erregung benötigen (Autrum 1948).

Zusammenfassung

1. *Bugula*-Zoide wachsen in verdünntem Seewasser (Dichte 1,017) in Einzelreihen, statt in Doppelreihen. An solchen modifikatorisch veränderten Wuchsformen wurden die phototropischen Reaktionen bei einseitigem, seitlichem Lichteinfall ausgemessen (s. Abschnitt C, 1).

2. Der an der halbkugeligen Knospenkuppe zurückgelegte Weg der sphärischen Zellen entspricht der zum phototropischen Krümmungswinkel gehörenden Bogenlänge. Der Weg ist der Belichtungszeit proportional und außerdem eine Funktion der Intensität (s. Abschnitt D, 6, 7).

3. Die Intensitätsabhängigkeitskurve der phototropischen Wendung steigt zunächst mit dem Logarithmus der Beleuchtungsstärke; bei etwa 100 Lux fällt sie auf ein Drittel der vorher erreichten Höhe, dann sinkt sie langsam weiter (s. Abschnitt C, 2).

4. Bei einer Belichtungszeit von 15 min ist die Schwellenintensität, bei der gerade keine phototropische Reaktion mehr erfolgt, von der Größenordnung 10^{12} $\frac{\text{Watt}}{\text{mm}^2}$ für Licht der Wellenlänge 506 mμ. Dabei treffen auf eine sphärische Zelle etwa 400 Lichtquanten pro Sekunde (s. Abschnitt D, 9).

5. Das Aktionsspektrum der phototropischen Reaktion zeigt ein Maximum bei ungefähr 500 mμ, ein Minimum bei 400 mμ, einen Anstieg zu kürzeren Wellenlängen und eine sehr geringe Höhe bei 686 mμ. Die Form der spektralen Wirksamkeitskurve ist den Absorptionskurven der Retinin-Opsin-Verbindungen ähnlich (s. Abschnitt C, 3, 4 und D, 3).

6. Absorptionsmessungen an ganzen, lebenden Zoiden ergaben einen allmählichen Anstieg der Absorption in Richtung kürzerer Wellenlängen (s. Abschnitt C, 5).

7. Den phototropischen Wendungen der Zoidknospe überlagern sich morphogenetisch festgelegte Wendungen, die auch im Dunkeln vorhanden sind. Diese, sowie unregelmäßige, ebenfalls ohne Belichtung

auftretende Richtungsänderungen sind die Ursache für die starke Streuung der Meßwerte (s. Abschnitt C, 6, 7 und D, 4).

8. Die Größe der morphogenetisch festgelegten Wendungen zeigt eine schwache Wellenlängenabhängigkeit, die nicht mit derjenigen der phototropischen Wendungen übereinstimmt (s. Abschnitt C, 6, 7 und D, 4).

9. Die lichtgerichtete Wanderung der sphärischen Zellen beginnt etwa zwischen 5 und 30 min nach dem Einsetzen eines Lichtreizes. Ähnliche Reaktionszeiten sind auch zwischen einem Wechsel der Lichtrichtung um 180° und der folgenden Umkehrreaktion der Zellen zu beobachten. Der Hauptteil der Reaktionszeit wird von der Latenzzeit eingenommen. Nach dem Ende eines längeren Lichtreizes beginnen die Zellen nach 10—30 min aus der vorherigen Wanderungsrichtung auszuscheren (s. Abschnitt C, 8 und D, 5).

10. Eine Änderung der Wanderungsrichtung um 180° beansprucht im Dunkeln und bei Lichtreiz gleiche Zeiten, die zwischen 9 und 18 min liegen (s. Abschnitt C, 8 und D, 5).

11. Die Zellen können bei Lichtreiz bis zu 2 Std mit annähernd konstanter Geschwindigkeit wandern. Diese beträgt bei der verwendeten Beleuchtungsstärke 2—3 μ pro 10 min (s. Abschnitt C, 8 und D, 6, 7).

12. Die sphärischen Zellen vergrößern und verringern zeitweise rhythmisch ihren Abstand voneinander. Eine Beeinflussung dieser „Pulsationsbewegungen" durch den Lichtreiz war bisher nicht festzustellen (s. Abschnitt C, 9 und D, 8).

13. Wenn die sphärischen Zellen Wandmaterial sezernieren, müssen sie ständig Relativbewegungen gegen die Cuticula ausführen, da das sezernierte Wandmaterial aus dem Bereich der Zellplatte „abfließt". Diese Relativbewegungen werden im Zusammenhang mit den Pulsationsbewegungen und der phototropischen Wanderung der Zellen diskutiert (s. Abschnitt C, 10 und D, 8).

14. Einige Befunde sprechen dafür, daß die einzelne sphärische Zelle selbständig lichtgerichtet wandern kann. Die folgenden Überlegungen lassen sich im Prinzip aber auch auf den Fall anwenden, daß nur die Zellplatte als ganze phototaktisch reagieren kann (s. Abschnitt D, 2).

15. Die sphärischen Zellen von *Bugula* sind gegenüber ihrer Umgebung stärker lichtbrechend und üben eine Linsenwirkung aus. Wahrscheinlich dient diese Linsenwirkung dazu, um innerhalb der Zelle einen zur Orientierung notwendigen Intensitätsgradienten zu erzeugen (s. Abschnitt D, 2).

16. Damit ein für die Lichtrichtung charakteristisches Intensitätsmuster innerhalb der Zelle in ein entsprechendes Erregungsmuster transformiert werden kann, sind intrazelluläre rezeptorische Einheiten zu

fordern, die unabhängig voneinander Reizintensitäten in entsprechende physiologische Größen (lokale Erregung) umsetzen können (s. Abschnitt D, 1, 2).

17. Eine gerichtete Reaktion erfordert einen Vergleich der lokalen Erregungsgrößen oder von ihnen abhängiger, z. B. effektorischer Größen. Dieser Vergleich kann als eine Addition vektorieller Größen aufgefaßt werden, die bei entgegengesetzt gerichteten Vektoren zu einer Differenzbildung der Beträge führt (s. Abschnitt D, 2).

18. Wenn die gemessene Reaktion selbst das Ergebnis einer Differenzbildung zwischen Teilreaktionen ist, so haben diese bei weiteren Annahmen eine S-förmige Intensitätsabhängigkeit, die annähernd durch mathematische Integration aus der gemessenen Intensitätsabhängigkeitskurve hervorgeht. In diesem Fall würde also die Abnahme der phototropischen Reaktion bei hohen Intensitäten auf eine zunehmende Sättigung der Teilreaktionen zurückzuführen sein (s. Abschnitt C, 2 und D, 2).

19. Die prinzipiellen Möglichkeiten der Ortung einer Lichtquelle werden zusammengestellt (s. Abschnitt D, 1).

Summary

1. In diluted seawater (density 1.017) *Bugula*-zooids grow uniserially instead of biserially. Phototropic growth reactions have been measured with uniserially grown zooids (see section C, 1).

2. Under the influence of light the path taken by the spherical cells along the cupula of the bud is the arc of the phototropic inclination The length of the path is proportional to the illumination time and a function of the light intensity (see section D, 6, 7).

3. The phototropic bending at first increases with the logarithm of the intensity; at 100 lux it drops to $^1/_3$ of the former maximum and continues to drop with higher intensities (see section C, 2).

4. The threshold intensity (with 15 min illumination) where there is no longer a phototropic reaction is in the order of 10^{-12} $\frac{\text{watts}}{\text{mm}^2}$ at 506 mμ. Each spherical cell receives approximately 400 quanta per second (see section D, 9).

5. The action spectrum of the phototropic reaction has its maximum at approximately 500 mμ, a minimum at 400 mμ, and rises again with shorter wavelengths. At 686 mμ the curve's amplitude is very low. The shape of the spectral efficiency curve is similar to curves of retinin-opsin compounds (see section C, 4 and D, 3).

6. Absorption measurements of whole, living zooids show a gradual rise towards shorter wavelengths (see section C, 5).

7. Superimposed on the phototropic bendings are morphogenetically fixed bendings which also occur in darkness. These, as well as irregular, light-independent bendings cause the great variance in the data (see section C 6, 7 and D, 4).

8. The extent of the morphogenetically fixed bendings is dependent on the wavelength. This dependence differs from the action spectrum of the phototropic bendings (see section C 6, 7 and D, 4).

9. The light-directed movement of the spherical cells begins between 5 and 30 min after the onset of the light stimulus. Similar reaction times are observed when the incidence of light is changed 180°. Latency accounts for the main part of the reaction time. Ten to 30 min after the end of a longer light stimulus, the cells begin to deviate from the former direction of movement (see section C, 8 and D, 5).

10. A 180°-change in the direction of movement takes between 9 and 18 min, both in the dark as well as after a directional light stimulus (see section C, 8 and D, 5).

11. The cells may move up to two hours with approximately constant speed (2—3 μ/10 min) under the influence of light (see section C, 8 and D 6, 7).

12. Sometimes spherical cells rhythmically separate and close together. No influence of the light stimulus on this "pulsation" was observed (see section C, 9 and D, 8).

13. If we assume that the spherical cells secrete wall material, they are bound to make movements relative to the cuticle, because the wall material flows out of range of the cell plate. These relative movements are discussed in connection with the pulsations and the phototropic movements of the cells (see section C, 10 and D, 8).

14. Some observations indicate that the single spherical cell is capable of light directed movement. However, the following considerations are also valid in principle, even if only the cell plate react phototropically as a whole (see section D, 2).

15. The spherical cells have a higher refractive index than the surrounding medium and they focus the light. This effect probably serves to produce the intracellular intensity gradient necessary for orientation (see section D, 2).

16. It is necessary to postulate the presence of intracellular receptive units which are able to transform the intensity pattern of the cell's interior into a corresponding excitation pattern by translating local intensities independently of each other into physiological values (local excitations) (see section D 1, 2).

17. Directed reaction is the result of a comparison of local responses or of processes dependent on them. This comparison could be under-

stood as a vectorial sum formed by the difference in the values of opposing vectors (see section D, 2).

18. The measured reaction itself could be the result of a mathematical difference between partial reactions. Under two other very probable assumptions the partial reactions would have a sigmoid dependence on light intensity. This dependence could be calculated through integration of the measured reaction curve. In this case the drop in the phototropic reaction at high intensities could be explained by an increased saturation of the partial reactions (see section C, 2 and D, 2).

19. The main possible ways of detecting the directions of the light source are enumerated (see section D, 1).

Literatur

Autrum, H.: Über Energie- und Zeitgrenzen der Sinnesempfindungen. Naturwissenschaften **35**, 361—369 (1948).

Blaauw, A. H.: Die Perception des Lichtes. Rec. Trav. bot. Néerl. **5**, 209—372 (1909).

Buder, J.: Die Inversion des Phototropismus bei *Phycomyces*. Ber. dtsch. bot. Ges. **36**, 104 (1918).

Burkhardt, D.: Die Eigenschaften und Funktionstypen der Sinnesorgane. Ergebn. Biol. **22**, 226—267 (1960).

— Allgemeine Sinnesphysiologie und Elektrophysiologie der Rezeptoren. Fortschr. Zool. **13**, 146—189 (1961).

Castle, E. S.: Phototropic "indifference" and the light-sensitive system of *Phycomyces*. Bot. Gaz. **91**, 206—212 (1931).

— Phototropic curvature in *Phycomyces*. J. gen. Physiol. **45**, 743—756 (1961).

D'Ans, J., u. E. Lax: Taschenbuch für Chemiker und Physiker, 2. Aufl. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1949.

Dartnall, H. J. A.: The visual pigments. London: Methuen & Company, Ltd. 1957.

Delbrück, M., and W. Shropshire jr.: Action and transmission spectra of *Phycomyces*. Plant Physiol. **35**, 194—204 (1960).

Dodt, E., and K. Echte: Dark and light adaptation in pigmented and white rat as measured by electroretinogram threshold. J. Neurophysiol. **24**, 427—445 (1961).

Hecht, S.: Die physikalische Chemie und die Physiologie des Sehaktes. Ergebn. Physiol. **32**, 243—390 (1931).

Henrysson, St., O. W. Haseloff u. H. J. Hoffmann: Kleines Lehrbuch der Statistik. Berlin: W. de Gruyter & Co. 1960.

Pohl, R. W.: Einführung in die Physik, Bd. 3, Optik und Atomphysik, 10. Aufl. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1958.

Reichardt, W.: Die Lichtreaktionen von *Phycomyces*. Kybernetik **1**, 6—21 (1961).

—, u. D. Varjú: Eine Inversionsphase der phototropischen Reaktion. Z. phys. Chem., N.F. **15**, 297—320 (1958).

Schilder, F. A., u. M. Schilder: Anleitung zu biostatistischen Untersuchungen. Halle (Saale): Max Niemeyer 1951.

Schneider, D.: Phototropisches Wachstum der Zoide und Rhizoide von *Bugula avicularia*. Naturwissenschaften **42**, 48—49 (1955).

— Orientiertes Wachstum von Calcit-Kristallen in der Cuticula mariner Bryozoen. Verh. Dtsch. Zool. Ges. (Graz) 250—255 (1957a).

Schneider, D.: Zur Analyse des Feinbaues der Cuticula mariner Bryozoen. Zeiss-Werkz. (Oberkochen, Württ.) **5**, 60—63 (1957b).
— Stockaufbau, Feinbau der Cuticula und phototropisches Wachstum bei *Bugula* (*Bryozoa Cheilostomata*). Habil.-Schr. der Naturwiss. Fak. der Ludwig-Maximilian-Universität München 1958a.
— Calcitwachstum und Phototropismus bei *Bugula* (*Bryozoa*). Wiss. Film B 762, 1958 mit 14 S. Text. Inst. f. d. wiss. Film Göttingen 1958b.
— Der Aufbau der *Bugula*-Tierstöcke und seine Beeinflussung durch Außenfaktoren. Biol. Zbl. **78**, 250—283 (1959a).
— Über den Mechanismus des phototropischen Knospenwachstums bei marinen Bryozoen. Verh. Dtsch. Zool. Ges. (Münster) 239—247 (1959b).
Varjú, D. L. E., and M. Delbrück: Interplay between the reactions to light and to gravity in *Phycomyces*. J. gen. Physiol. **45**, 1, 47—58 (1961).

Karl-Ernst Kaissling,
Deutsche Forschungsanstalt für Psychiatrie,
Max Planck-Institut, Abteilung für vergleichende Neurophysiologie,
8 München 23, Kraepelin-Straße 2

Lebenslauf

Am 26. April 1933 wurde ich als Sohn des Dipl.-Ing. Karl Kaissling und seiner Ehefrau Traute Kaissling, geb. Ackermann in Duisburg geboren. Im Februar 1953 legte ich am altsprachlichen Zweig des Leopoldinums zu Detmold die Reifeprüfung ab. Anschließend besuchte ich für ein Jahr das Leibnizkolleg in Tübingen. Ich immatrikulierte mich im Sommersemester 1954 an der naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Tübingen und blieb dort fünf Semester. Darauf studierte ich zwei Semester in Wien, zwei weitere Semester wiederum in Tübingen und seit dem Wintersemester 1958/59 in München. Hier begann ich unter der Anleitung von Herrn Priv.-Dozent Dr. D. Schneider meine Examensarbeit.

Zu meinen akademischen Lehrern gehörten in Tübingen die Herren Professoren und Dozenten: Bünning, Butenandt, Grell, M. Hartmann, Hassenstein, F. Huber, Kossel, Krause, Kühn, H. Weber, D. Schneider; in Wien: Heintel, Kühnelt, Marinelli, Schremmer, Frau Prof. Dr. Strenger; in München: Autrum, Burkhardt, v. Holst, Kaestner, Karlson, Lorenz, Lynen, D. Schneider, Schwartzkopff.